Revue de Paléobiologie	Vol. Spéc. N° 2	Benthos'86	ISSN 0253-6730	p. 229-256	Genève, Mars 1988

VERS UNE CLASSIFICATION EVOLUTIVE DES LITUOLIDES (FORAMINIFERES) JURASSIQUES EN MILIEU DE PLATE-FORME CARBONATEE

TOWARDS AN EVOLUTIONARY CLASSIFICATION OF JURASSIC LITUOLIDS (FORAMINIFERA) IN CARBONATE PLATFORM ENVIRONMENT

by

Michel SEPTFONTAINE

Musée géologique, Palais de Rumine, 1005 Lausanne, Suisse

MOTS CLES

Jurassique, Foraminifères benthiques, Taxonomie, Plate-forme, Evolution.

KEY WORDS

Jurassic, Benthic foraminifera, Taxonomy, Platform, Evolution.

RESUME

Les Lituolidés des plates-formes carbonatées mésozoiques représentent un groupe polyphylétique mais paléoécologiquement homogène. Un remaniement taxonomique de ce groupe est proposé dans une optique évolutive, base "naturelle" de la classification en paléontologie. Les tableaux de filiations présentés (Mesoendothyridés, Hauraniidés, Pfenderinidés, Valvulinidés) sont établis d'après des principes tirés de la paléoécologie, de la stratigraphie, de la génétique des populations et de l'évolution.

- Les Lituolidés à structure interne complexe forment une unité paléoécologique sur les plates-formes carbonatées, par rapport aux Lituolidés des faciès de mer ouverte.
- Les homéomorphes et les formes ancestrales sont mis en évidence grâce à la répartition stratigraphique.
- Le contrôle génétique (homéostasie) de la variation morphologique peut permettre de déduire des parentées phylétiques à partir des affinités morphologiques entre des taxons (genres) synchrones déjà différenciés sur le plan évolutif; ceci sous réserve des cas de convergence morphologique entre taxons éloignés.
- La variation morphologique (cycle de reproduction; écophénotypes) intraspécifique peut donner une image de la variation phylétique.
- La récapitulation ontogénétique et le mode d'évolution deutérogénétique peuvent servir de guides dans la recherche des filiations, ainsi que l'évolution comparée chez les grands Foraminifères en général.
- Dans le futur l'étude de la répartition paléobiogéographique (encore peu connue) devrait apporter des arguments supplémentaires pour améliorer les arbres phylétiques présentés.

On propose l'introduction de taxons nouveaux dans la superfam. Lituolacea :
Planiseptinae n. subfam. (*Paleomayncina* n. gen., *Planisepta* n. gen.) ; Labyrinthininae n. subfam. ; Hauraniidae n. fam., Hauraniinae n. subfam., Amijiellinae n. subfam; Pseudopfenderininae n. subfam. (*Siphovalvulina* n. gen.), Paleopfenderininae n. subfam. (*Paleopfenderina* n. gen., *Conicopfenderina* n. gen., *Pseudoeggerella* n. gen.) ; Kurnubiinés (*Conico-*

kurnubia n. gen.) ; Valvulininés (*Paravalvulina* n. gen.) ; Parurgonininae n. subfam. (*Neokilianina* n. gen.) ; Everticyclamminidae n. fam.

ABSTRACT

The Lituolids in the carbonate platform environment represent a polyphyletic group, ecologically homogeneous. A taxonomic revision of this group is proposed, following a "natural" phylogenetical approach. The phylogenetic trees presented (Mesoendothyrids, Hauraniids, Pfenderinids, Valvulinids) are established according to general principles of paleoecology, stratigraphy, population genetic and evolution :

- The lituolids with complex inner structure form a paleoecological unit, on carbonate platforms, contrasting with other Lituolids groups related to open marine environments.
- Homeomorphs and ancestral taxons can be evidenced using stratigraphical arguments.
- The genetic control (homeostasy) of the morphological variation may allows to infer phylogenetical relationships from morphological affinities among synchronous populations (except in the cases of morphological convergences between distant taxons).
- The intraspecific morphological variation (reproduction cycle; ecophenotypes) can give a picture of the possible morphological variation through time.
- The ontogenetic recapitulation and the deuterogenetic mode of evolution can guide when researching phyletic relationships, as well as comparative evolution among larger Foraminifera.

In futur the paleobiogeographical repartition of the taxons (not yet well documented) should bring supplementary arguments to improve the phylogenetic trees. New taxons in the superfamily Lituolacea are introduced (see above the french abstract).

I. INTRODUCTION

Les Lituolidés mésozoïques (à structure interne complexe), dont il est question dans cet article, représentent un groupe de Foraminifères assez homogène du point de vue de la microstructure de la paroi et de la morphologie du test d'une part, et du point de vue de la répartition paléoécologique d'autre part :

- La paroi est microgranulaire imperforée avec ou sans kériothèque (SEPTFONTAINE, 1980, p. 172) ; elle peut agglutiner du matériel étranger en quantité variable. Cette paroi peut aussi montrer une microstructure plus grossière : alvéolaire ou encore un réseau hypodermique constitué par des lames et des lamelles. Il y a passage transitionnel entre ces différentes microstructures..
  En marge interne de la loge on note parfois la présence de cloisons radiaires et, dans la zone centrale, de piliers associés aux ouvertures multiples (alignées sur des axes de stolons radiaires ou entrecroisés, HOTTINGER, 1967). Le mode d'enroulement est généralement plani- ou trochospiralé, avec un stade déroulé important. Le test est de forme variable : lenticulaire, cylindrique ou réniforme-discoïde etc.
- Du point de vue paléoécologique ce groupe de Foraminifères présente une grande unité : il est lié aux milieux carbonatés des grandes plates-formes mésozoïques, sous une faible tranche d'eau (lagon subtidal et barrière sableuse) en climat chaud.

La taxonomie de ces Foraminifères est essentiellement typologique, et la classification proposée par LOEBLICH et TAPPAN (1964) a plutôt le caractère d'une clef de détermination, en l'absence d'informations phylogénétiques entre les taxons (genres). Des clefs de détermination à usage plus pratique ont été présentées par HOTTINGER (1967), NEUMANN (1967) et SEPTFONTAINE (1980). Ces clefs doivent être fréquemment remaniées pour tenir compte de l'évolution des connaissances en morphologie et de l'introduction de genres nouveaux. Nous avions également proposé une première tentative (informelle) de classification dans une optique phylogénétique qui sera complétée et modifiée dans le présent travail.

Récemment LOEBLICH et TAPPAN (1984 et 1985) présentent un bilan des nouveaux taxons introduits dans la littérature depuis le "Treatise" de 1964. La classification des Textulariina reste voisine, dans son esprit, de celle proposée en 1964 : on y retrouve une conception essentiellement morphologique et typologique (sans référence à la variabilité des populations ou aux liens phylétiques entre taxons). Les arguments stratigraphiques et paléoécologiques sont aussi négligés. D'autre part LOEBLICH et TAPPAN (1985) accordent, à notre avis, trop de poids à certaines microstructures de la paroi aux dépens des autres caractères du test (cas des Biokovinidae à kériothèque, introduits par GUSIC, 1977).

Il faut encore insister sur le fait que certains taxons, introduits par ces auteurs, sont très polyphylétiques : Cyclammininae, Pseudochoffatellinae... en l'absence d'étude de phylogénétique.

Dans notre esprit la classification doit refléter l'histoire phylogénétique du groupe considéré. Cette conception n'est pas originale ; elle est partagée par de nombreux taxonomistes (RICHTER, 1948 ; HENNIG, 1966 ; BERGGREN *in* HAQ and BOERSMA, 1978 ; WILEY, 1981 etc.).

La classification conçue dans un cadre logique (l'évolution) est alors une base solide à partir de laquelle on pourra établir une biozonation fiable (basée , dans les meilleurs cas, sur des phylozones) permettant des corrélations à longue distance. La classification évolutive doit également tenir compte des données biogéographiques (BASSOULET *et al.* ,1985), et surtout paléoécologiques. La connaissance de l'environnement sédimentaire joue ainsi un rôle prépondérant (premier principe, paragraphe 2).

Une classification évolutive a encore d'autres avantages :

- elle permet de mettre en évidence les homéomorphies et

isomorphies à partir de l'investigation stratigraphique.
- elle permet d'éviter l'introduction de genres polyphylétiques.[1]
- elle permet un enseignement (et une assimilation) facilitée du groupe de microfossiles étudiés dans le cadre d'un cours ; le débutant retiendra mieux les différents taxons dans une classification logique, évolutive, et y verra plus d'attraits, ce qui n'est pas négligeable.

Pour éviter une confusion dans la nomenclature, il faut tenir compte autant que possible des noms entérinés par l'usage et essayer de rappeler les affinités phylogénétiques des genres avec leurs ancêtres en choisissant une nomenclature appropriée ; l'usage de préfixes : Prae - Paleo - Neo etc. ou encore : Conico - Trocho etc. permet de garder le nom du taxon ancestral (p. ex. *Conicokurnubia* n. gen. ; *Conicopfenderina* n. gen.).

II. ENONCE ET DISCUSSION DES PRINCIPES SERVANT A L'ETABLISSEMENT DU CADRE PHYLOGENETIQUE

Il n'est pas possible de proposer une méthode rigoureuse et systématique pour tenter de reconstituer l'histoire phylétique d'un groupe d'organismes. En particulier la mesure des relations de parentée (sur la base de la morphologie du test) dépend beaucoup de l'expérience du chercheur (choix des caractères, densité des observations). L'aspect subjectif est ici inévitable.

Dans le présent sujet d'étude nous avons suivi quelques principes élementaires tirés des lois de l'évolution, de la génétique des populations (MAYR, 1974 ; WILEY,1981) et du cadre paléogéographique. Ces principes sont complétés par des considérations concernant plus particulièrement le groupe de Foraminifères étudié ici, sur la base d'observations personnelles.

Dans l'état des connaissances, ces principes peuvent être admis en tant qu'hypothèses de travail les plus vraisemblables ; ils peuvent évidemment être contredits en fonction de découvertes futures. Ils permettront cependant d'élaborer un cadre phylogénétique cohérent (mais perfectible) qui doit lui aussi être considéré comme une hypothèse de travail servant de toile de fond à une nouvelle taxonomie.

Premier principe : Les relations phylétiques sont à rechercher parmi le "stock" de Lituolidés (à structure interne et paroi complexes) présents dans les plates-formes carbonatées, à l'exclusion des groupes (Lituolidés à loges non divisées et à paroi simple) adaptés aux milieux de la mer ouverte.

Ce principe limite de manière importante le champ d'investigation. Il est appuyé par le fait que les plates-formes carbonatées mésozoïques (de type "Bahamien") représentaient un ensemble de milieux fermés (par rapport à la mer ouverte) dans lesquels se développait et évoluait une microfaune très spécialisée. Il n'existe pas de biofaciès mixte au niveau de la barrière physique et écologique représentée par les dépôts d'accumulations sableuses et coralliens du seuil externe des plates-formes. Les mélanges éventuels entre biofaciès sont dus à des phénomènes de déplacements sédimentaires (turbidites ou tempestites). La barrière écologique est donc nettement tranchée à la limite plate-forme / mer ouverte, interdisant ainsi d'éventuelles migrations.

Deuxième principe : La répartition stratigraphique des taxons servira de guide à l'élaboration de l'arbre phylogénétique.

On mettra ainsi en évidence les formes ancestrales, les homéomorphes et les isomorphes.

On se heurte évidemment ici au problème de l'absence (écologique ou évolutive, ou encore manque de documents) de certains taxons dans des intervalles stratigraphiques d'extension variable. Quelques cas particuliers concernant le groupe morphologique *Lituosepta-Labyrinthina* et les Pfenderinidés seront discutés plus bas.

Troisième principe : L'évolution des Foraminifères est contrôlée par les mêmes lois (tirées de la génétique des populations) qui régissent l'évolution (et la variation morphologique génétique) des organismes à reproduction sexuée actuels.

En particulier :

a. La variation morphologique est régularisée dans le génotype grâce au mécanisme de l'homéostasie; on est ainsi assuré d'une certaine continuité morphologique entre espèces phylogénétiques voisines. La présence d'organes ou de structures homologues partagés par deux genres permettra de mettre en évidence leur degré de parentée ("sister-groups" de HENNIG (1966) et WILEY (1981) dans le cadre de la "Phylogenetic systematics"). La mesure du degré de parentée entre genres voisins doit s'effectuer, autant que possible, sur la base d'un ensemble de caractères, et non pas sur un seul, afin d'éviter les groupements polyphylétiques.

b. La notion d'espèce biologique reste valable (MAYR, 1974) mais il faut lui ajouter la dimension temporelle. C'est alors une espèce évolutive ("evolutionary species" de WILEY , 1978). La variation morphologique graduelle dans cette espèce évolutive n'a plus qu'une valeur anagénétique[2]. Une espèce nouvelle apparaîtra lorsque cette continuité morphologique sera "brisée" à la suite d'une spéciation-migration (spéciation allopatrique de MAYR (1963/1974) et ELDREDGE et GOULD (1972)). Un autre scénario possible de spéciation, que l'on peut considérer comme sympatrique, est discuté par WILEY (1978, p. 51, Model III) mais dans une optique allopatrique. Il concerne des organismes dont le "gene flow" est très restreint entre les populations. Ce modèle peut aussi concerner les Foraminifères qui passent par un stade asexué de reproduction. Il est également envisagé par MAC GILLAVRY (1978) pour les grands Foraminifères tertiaires.

c. La loi de la récapitulation ontogénétique et le mode d'évolution deutérogénétique (discutés par MAC GILLAVRY, 1978) servent de guides précieux pour établir des filiations. Nous en avons donné quelques exemples dans un précédent travail (SEPTFONTAINE, 1980).

Quatrième principe : Une population spécifique évoluée, avec ses variations locales (écophénotypes) ou individuelles, ou encore liées au cycle de reproduction (individus micro et macrosphériques) donne une image de la variation morphologique possible à l'intérieur de la lignée évolutive (genre) renfermant l'espèce considérée. On

---

1) Cependant, on sera conduit à multiplier, de ce fait, le nombre de genres, ce qui peut paraître inutile à première vue dans les cas particuliers où la convergence morphologique est très poussée (*Paleopfenderina* n. gen. - *Pfenderina ; Lituosepta - Labyrinthina* par exemple).

2) Cependant, la mise en évidence d'une anagenèse dépendra du pouvoir de résolution biostratigraphique (HOTTINGER, 1981). Une soi-disante anagenèse est peut-être en réalité une succession de cladogenèses, par petits "sauts" morphologiques.

pourrait dire que la population à un moment donné "récapitule et anticipe" la variation phylogénétique du groupe. C'est, en quelque sorte, une extension du troisième principe (point c). Cependant il revêt une importance particulière dans le cas des Lituolidés mésozoïques et son utilisation (prudente) peut apporter des informations intéressantes : on peut ainsi concevoir une série évolutive virtuelle (Fig. 1) qui est applicable notamment aux Orbitopsellinés et Hauraniidés par exemple.

Cinquième principe : L'évolution morphologique des grands Lituolidés mésozoïques à test réniforme-discoïde d'une part et celle de certains grands Foraminifères tertiaires hyalins (*Cycloclypeus* etc.) et porcelanés (*Marginopora* etc.) est comparable (évolution parallèle). L'évolution comparée peut diriger l'investigation du taxonomiste dans la recherche des filiations.
On insistera sur les points suivants :
- La réduction népionique de la spire initiale et l'augmentation de la taille de l'embryon. C'est une évolution admise comme graduelle, anagénétique (MAC GILLAVRY, 1978) dans une espèce évolutive.
- La tendance au développement de loges annulaires.
- L'apparition de partitions internes (cloisons verticales et piliers).

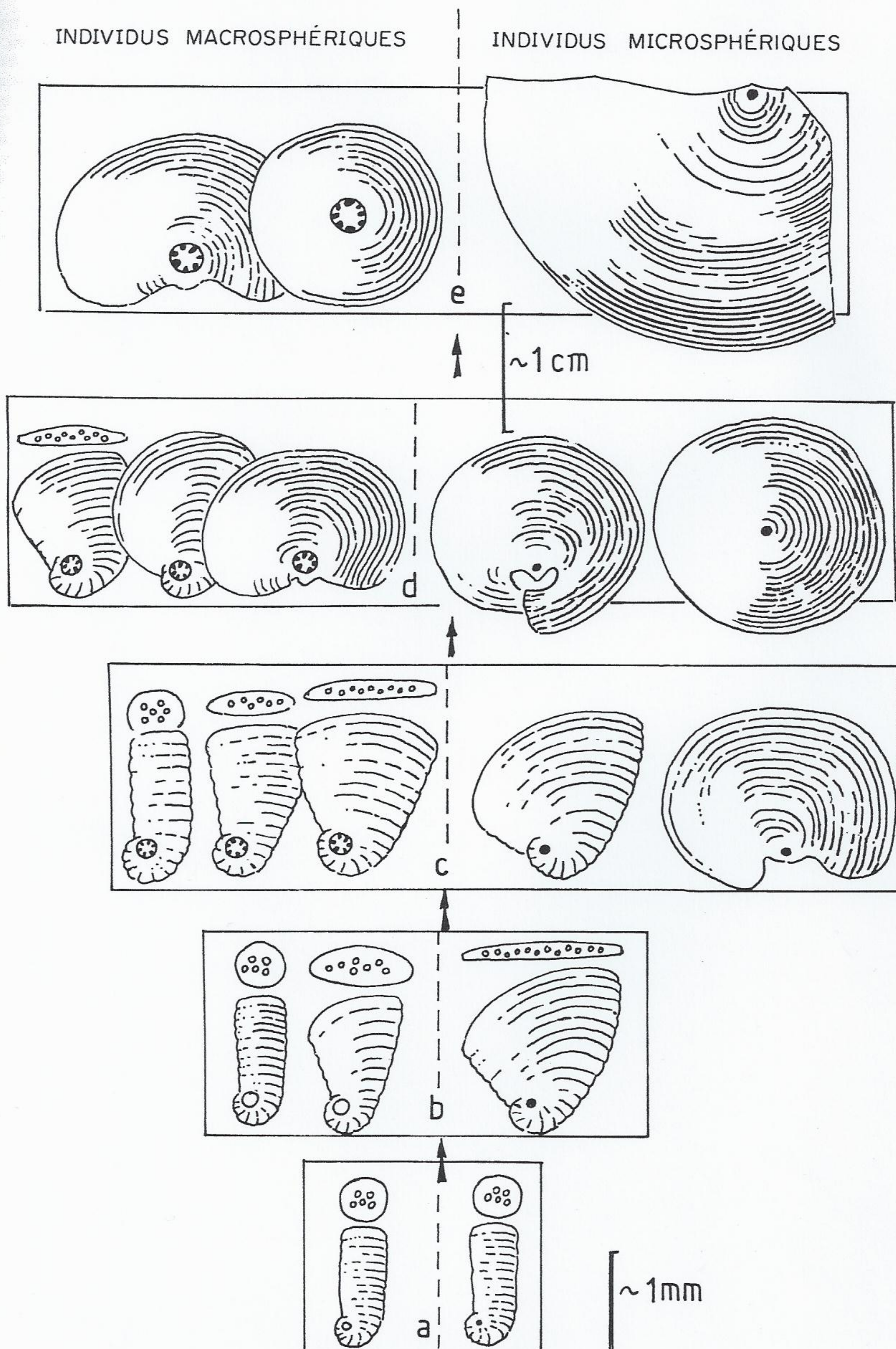
Sixième principe : La répartition paléobiogéographique peut servir (dans les cas les plus favorables) à mettre en évidence la présence de nouvelles espèces dans un isolat, à l'échelle de la Mésogée, ainsi que des voies de migration. Ce serait un argument essentiel pour définir une cladogenèse, dans le cadre de la spéciation allopatrique. Dans ce sens l'intéressant article de BASSOULLET *et al.* (1985) sur la répartition paléobiogéographique des grands Lituolidés fait ressortir l'existence de vastes provinces (au Jurassique) caractérisées par un genre ou un assemblage de genres, ainsi que la présence de voies de migration entre les marges N et S de la Téthys (par l'Ibérie au Lias moyen). Il faudra cependant combler encore bien des lacunes (bilan paléontologique encore incomplet dans beaucoup de pays, problèmes morphologiques et taxonomiques) avant de pouvoir utiliser l'information paléobiogéographique dans un but phylogénétique.

Dans l'interprétation de la variation morphologique, il faut distinguer entre deux facteurs principaux :
1. L'évolution proprement dite (anagenèse et cladogenèse) indépendante des variations locales de l'environnement, mais résultant d'une tentative constante d'adaptation (perfectionnement morphologique) de l'organisme à un

---

Fig. 1 : Séquence évolutive virtuelle des grands Foraminifères complexes à enroulement planispiralé au stade juvénile. Le contrôle stratigraphique et le contexte sédimentaire (microfaciès, structures, etc...) devraient permettre d'affirmer de cas en cas, si cette séquence est évolutive ("time controlled") ou liée aux variations du milieu. On peut observer cette évolution dans les bioséries suivantes (évolution parallèle) :
Amijiella-Alzonella (stades a à c, incomplète) ; *Haurania-Timidonella* (stades a à c, incomplète) ; *Lituosepta-Orbitopsella* (stades a à e ? complète ?, rapide) ; *Meyendorffina* s.s. - *Orbitammina* stades a à e complète, rapide) ; *Amijiella-Anchispirocyclina* (stades a à e, complète, lente). Cette séquence est probablement aussi applicable aux genres crétacés : *Eclusia, Pseudochoffatella, Broeckinella* etc.
On notera :
1. L'accroissement de la taille et de la complexité du proloculus macrosphérique au cours du temps, et la réduction de la spire juvénile (HOTTINGER, 1967).
2. Une plus grande diversité morphologique chez les populations évoluées : développement de loges arquées puis annulaires corrélativement à l'aplatissement du test.
3. Suppression progressive du morphotype primitif (stade a) chez les populations évoluées (c à e) et apparition progressive du morphotype évolué à loges annulaires dans ces mêmes populations.
4. Une fois atteint le stade le plus évolué (test discoide, stade d), l'évolution peut encore progresser en affectant le diamètre du test des Orbitopselles (travail en cours).

Fig. 1 : Virtual evolutionary trend of larger complex Foraminifera with a planispiral coiling at younger stage.
The stratigraphical and sedimentological general setting should allow to distinguish between a time controlled or a facies controlled morphogenetic evolution.
This general trend can be observed in the following bioseries :
Amijiella-Alzonella (stages a to c, incomplete) ; *Haurania -Timidonella* (stages a to c, incomplete) ; *Lituosepta-Orbitopsella* (stages a to e, complete, rapid) ; *Meyendorffina* s.s.-*Orbitammina* (stages a to e ?, complete ? rapid) ; *Amijiella-Anchispirocyclina* (stages a to e, complete, slow).
The cretaceous genera : *Eclusia, Pseudochoffatella, Broeckinella,* etc, follow probably the same morphological evolutionary trend.
To be noted :
1. Increase of size and complexity of the macrospheric proloculus through time ; nepionic reduction (HOTTINGER, 1967).
2. Higher morphological diversity in evoluted populations : apparition of falciform and cyclic chambers together with flattening of the test.
3. Progressive suppression of the primitive morphotype (stage a) in more evoluted populations (c to e), and progressive apparition of the evoluted morphotype (with annular chambers) among these populations.
4. Once the more evoluted stage (test discoid, stage d) has been reached, the evolution can still progress, affecting the diameter of the test (e.g. saltative (?) diameter increase of microspheric test among the Orbitopsellids).



INDIVIDUS MACROSPHÉRIQUES
INDIVIDUS MICROSPHÉRIQUES
e
~1cm
d
c
b
a
~1mm

milieu donné, par le biais de la sélection naturelle.

2. L'environnement (p. ex. la bathymétrie) qui peut être responsable de la création de véritables écophénotypes distribués dans la série stratigraphique et simulant une fausse anagenèse.

On trouvera une discussion détaillée de ce sujet chez HOTTINGER (1981). En bref, l'étude phylogénétique comparative d'une espèce évolutive (ou d'un genre) menée parallèlement dans plusieurs provinces séparées peut permettre de trancher. Sinon l'examen détaillé de l'évolution sédimentaire (donc du paléo-milieu) apportera des arguments sérieux (cas des Orbitopselles du Maroc évoluant dans un milieu constant, SEPTFONTAINE, 1986 et manuscrit en cours).

III. DISCUSSION DES TABLEAUX PHYLOGENETIQUES

Les tableaux Fig. 2 à 5 ont été établis dans l'esprit des principes présentés plus haut. On a notamment, en application du troisième principe, testé le degré d'affinité des genres sur la base des caractères morphologiques (définis par HOTTINGER (1967) etc.) et revus par SEPTFONTAINE (1980) en les considérant dans leur ensemble (non hiérarchisés).

La distinction entre Lituolidés à enroulement planispiralé d'une part (Hauraniidés, Mesoendothyridés) et enroulement trochospiralé d'autre part (Pfenderinidés, Valvulinidés) parait justifiée par le fait que ces deux modes d'enroulement sont incompatibles dans une même population génétique. Ils possèdent une valeur évolutive.

Pour la description des genres et espèces, nous renvoyons le lecteur aux travaux spécialisés : MAYNC (1950 à 1972), LOEBLICH et TAPPAN (1964), HOTTINGER (1967), NEUMANN (1967) etc.

La reconstitution d'un arbre phylogénétique est une entreprise délicate.

En effet : "les reconstitutions hypothétiques proposées par les évolutionnistes pour l'origine de tel groupe, ou de telle adaptation structurale, apparaissent souvent . . . comme relevant plus d'un jugement d'ordre esthétique que des strictes rigueurs de la méthode scientifique. Nul d'ailleurs n'est plus conscient de ces faiblesses. . . que ne le sont les évolutionnistes eux-mêmes (MONOD *in* MAYR, 1974, p. XVII).

C'est donc dans un esprit de prudence réaliste que nous présentons les tableaux phylogénétiques (Fig. 2 à 5) ci-dessous.

3. 1. Les Mesoendothyridés

Cet arbre phylétique (Fig. 2) comprend les premiers grands Lituolidés (Orbitopsellinés) à structure interne complexe du Jurassique, apparus au cours du Sinémurien élevé au Maroc (SEPTFONTAINE, 1984). L'enroulement planispiralé domine (avec déroulement au stade adulte) dans les stades jeunes ; chez *Mesoendothyra* DAIN il est irrégulier, oscillant.

La forme ancestrale du groupe est le genre *Mesoendothyra* issu peut-être des Endothyres du Trias ; cependant ces formes s'éteignent (?) au Trias sup. (voir ZANINETTI, 1976). Il y a donc un "gap" stratigraphique entre ces deux groupes à morphologie très semblable.

Dans le Lias inf. les Mesoendothyres montrent une variation morphologique affectant l'ouverture (simple - multiple) et l'endosquelette (piliers) ; ces caractères démontrent (Pl. I, fig. 2-4) la relation phylétique étroite qui existe entre *Mesoendothyra, Lituosepta* CATI (*L. recoarensis* CATI) et les Orbitopselles. Cette lignée est déduite du quatrième principe (série virtuelle Fig. 1) ; on y observe l'apparition de cloisons verticales radiaires, l'aplatissement latéral du test et le développement de loges annulaires d'abord chez les individus microsphériques d'*Orbitopsella* MUNIER-CHALMAS, puis chez les individus macrosphériques. Le proloculus est de type complexe (HOTTINGER, 1967) chez *Orbitopsella* ; il est plus simple et de diamètre inférieur chez les formes primitives. L'évolution à l'intérieur du genre *Orbitopsella* s'effectue vraisemblablement par saccades, au moins en ce qui concerne le diamètre des individus microsphériques (SEPTFONTAINE, 1985 et travail en cours); la réduction népionique paraît être très lente.

Les genres *Paleomayncina* n. gen. (ex "*Mayncina*" *termieri* HOTTINGER) et *Planisepta* n. gen. (ex "*Lituosepta*" *compressa* HOTTINGER) forment un rameau indépendant des Orbitopselles au sens strict, mais apparu au même moment. *Paleomayncina* n. gen. *termieri* est une Mesoendothyre à enroulement régulier, planispiralé ; l'ouverture est multiple dès les stades jeunes de l'ontogenèse ; la paroi montre une kériothèque chez ces deux genres (SEPTFONTAINE, 1980, 1984) ainsi que chez les Orbitopselles. Selon notre interprétation le genre *Lituolipora* GUSIC et VELIC à paroi non perforée, est voisin de "*Mayncina*" *termieri* espèce type de *Paleomayncina* n. gen. (SEPTFONTAINE, 1980, p. 174).

La famille des Lituoliporidae GUSIC et VELIC, retenue par LOEBLICH et TAPPAN (1984, p. 11) est donc à écarter. *Planisepta* n. gen. possède des cloisons verticales radiaires et une couche de piliers.

Le genre *Biokovina* GUSIC n'a pas été reconnu au Maroc, malgré une recherche minutieuse (SEPTFONTAINE, 1984). Il est clairement figuré par GUSIC (1977) dans le Lias moyen de Yougoslavie. Les relations morphologiques avec le "plexus" *Mesoendothyra* nous paraissent évidentes (comparer le genre *Biokovina* et les *Mesoendothyra* évoluées figurées par FURRER et SEPTFONTAINE, 1977, pl. 2, fig. 4 à 7). *Biokovina* montre en outre le développement de piliers dans la zone centrale des loges.

Au Malm, le genre *Labyrinthina* WEYNSCHENK est un homéomorphe[3] presque parfait du genre *Lituosepta* (*L. recoarensis* CATI, au sens de SEPTFONTAINE, 1984) ; il n'y a pas de relation phylétique directe entre ces deux taxons, ceci pour les raisons suivantes :

1. Dans le Lias moyen du Maroc, le genre *Lituosepta* (à loges cylindriques au stade adulte, SEPTFONTAINE, 1984) s'éteint dès l'apparition des Orbitopselles. Nous ne l'avons jamais observé dans le Carixien où les Orbitopselles pullulent.
2. Dans le Dogger de la Mésogée occidentale, que nous avons étudié dans diverses localités (Préalpes, SEPTFONTAINE, 1984 ; Sardaigne, Provence, Bassin de Paris et en Turquie, ALTINER et SEPTFONTAINE, 1979) le morphotype *Lituosepta/ Labyrinthina* n'existe pas. Les travaux d'autres chercheurs n'en ont pas fait état, non plus. Et pourtant le milieu (lagon protégé) est parfaitement favorable.

Il ne nous est donc pas possible de suivre l'interprétation de HOTTINGER et CAUS (1982, p. 813) qui mettent en synonymie ces deux genres, et les groupent dans une seule sous-famille (Orbitopsellinae) avec les Orbitopselles.

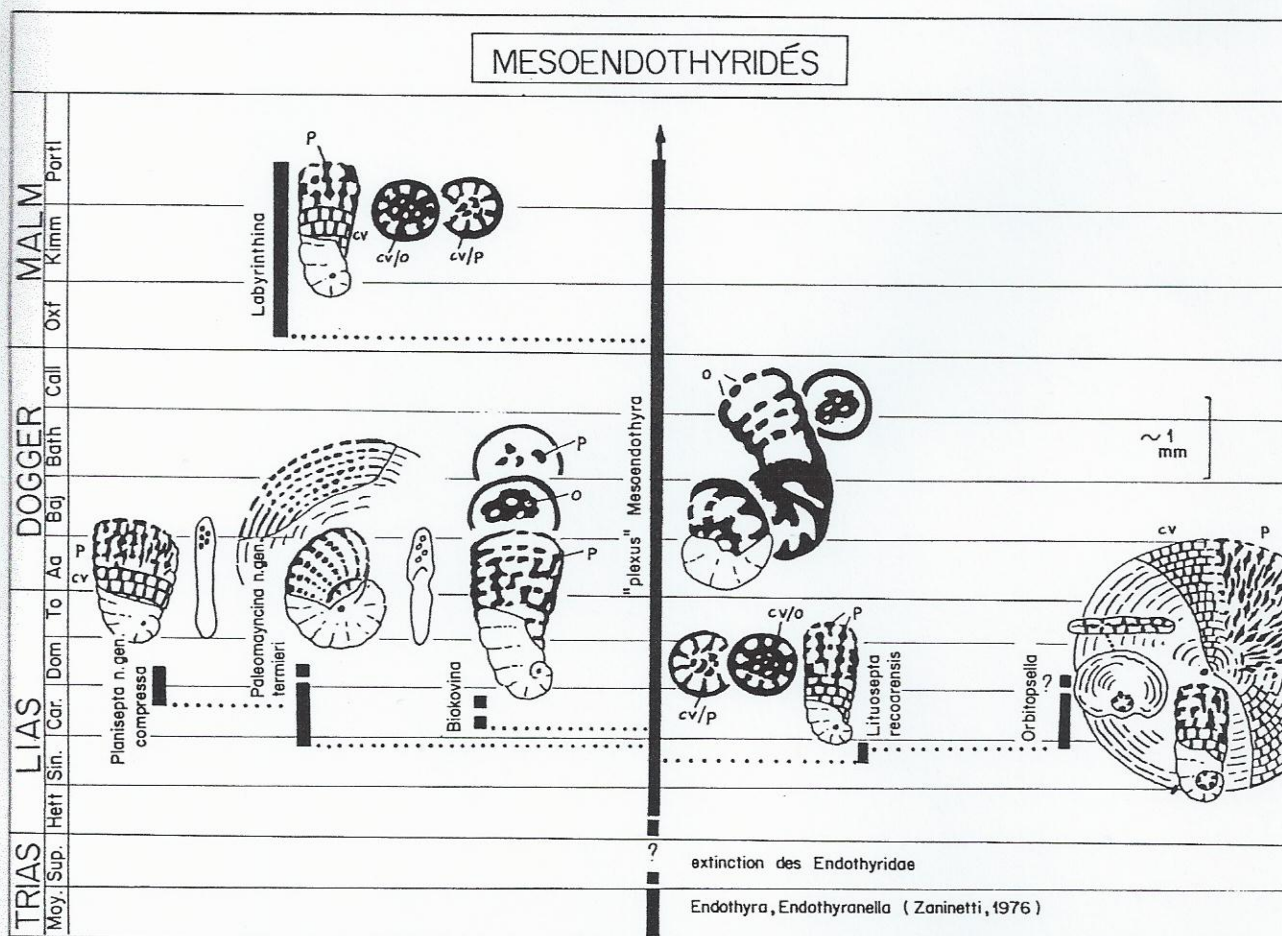
A noter que les Orbitopsellinés (groupant les seuls genres *Lituosepta* (*L. recoarensis*) et *Orbitopsella* selon notre conception) développent, au Lias moyen, des loges

---

3) On note toutefois chez ce genre un petit épaississement au milieu des cloisons radiaires, en section basale (SEPTFONTAINE, 1980, pl. 2, fig. 4) ; ce caractère manque chez *Lituosepta*. Le nombre de tours dans le stade jeune planispiralé de *Labyrinthina* (pl. I, fig. 10-12) est parfois plus élevé que chez *Lituosepta*.

Fig. 2 : Arbre phylétique probable des Mesoendothyridés. L'enroulement irrégulier chez *Mesoendothyra* se fixe en enroulement planispiralé chez les formes plus évoluées du groupe. On note la présence d'une kériothèque chez tous les membres de la famille et le développement itératif de cloisons verticales radiaires et/ou piliers dans des rameaux latéraux. L'évolution des Labyrinthininés au Malm est interrompue avant l'apparition de loges falciformes-annulaires, contrairement aux Orbitopsellinés du Lias.
Le système de stolons est radiaire.
Marge de la loge : cv = cloisons verticales radiaires.
Centre de la loge : p = piliers subcylindriques ; o = ouverture multiple (pores).

Fig. 2 : Tentative phylogenetic tree of the Mesoendothyrids. The irregular coiling of *Mesoendothyra* is transformed into a planispiral coiling in more advanced taxons of the group. Presence of a keriotheca - wall in all members of the family. Iterative development of vertical radial partitions and/or pillars in lateral branches of the tree. The evolution of Labyrinthinids (Malm) is interrupted before the apparition of falciform to annular chambers in the lineage, by contrast to the Orbitopsellids (M. Lias).
Stolons system radial.
Inner margin of chamber : cv = vertical radial partition.
Center of chamber : p = subcylindrical pillars ; o = multiple aperture (pores).



annulaires et un test discoïde pendant tout le Carixien ; par contre, les Labyrinthinidés au Malm n'atteindront jamais le stade réniforme- discoïde (on observe tout au plus des individus pénéroplins). Leur évolution est probablement beaucoup plus lente.

En résumé les Mesoendothyridés montrent une grande homogénéité morphologique :

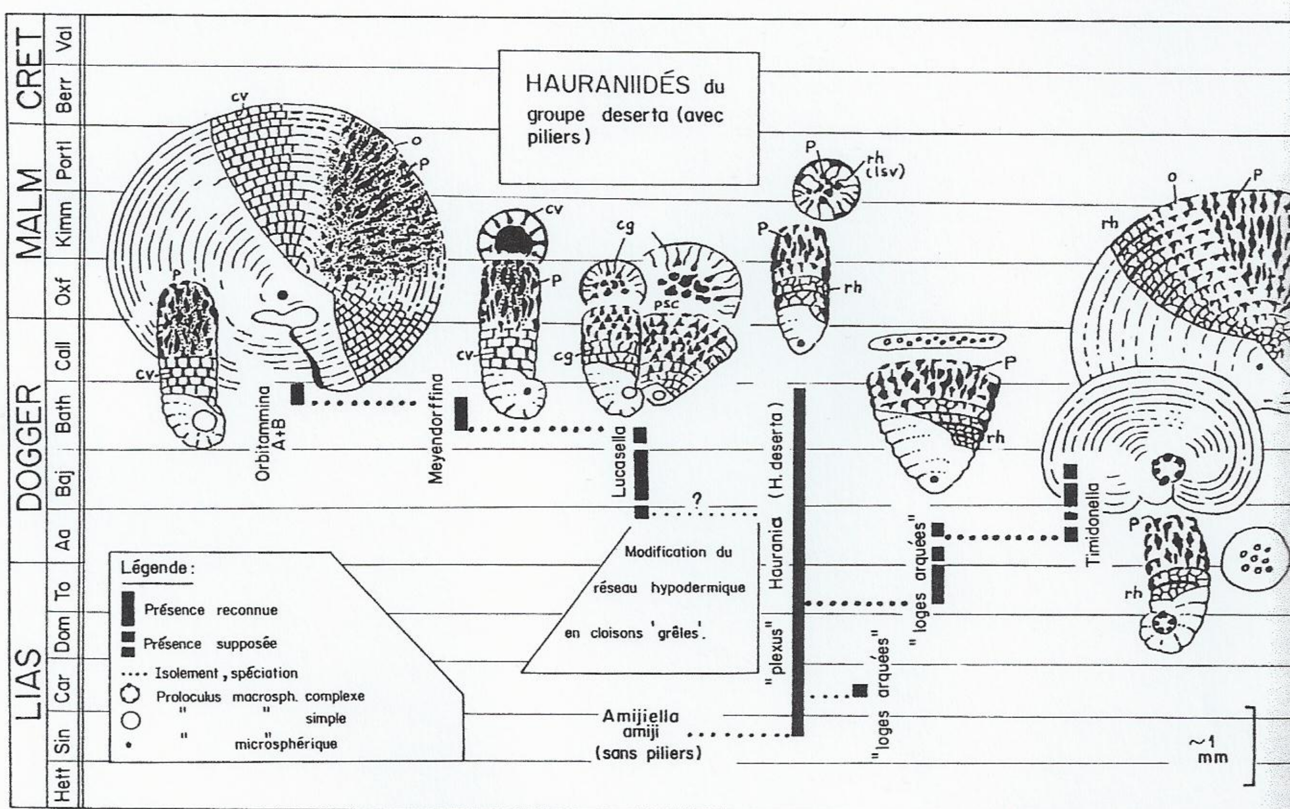
- La paroi (tectum et kériothèque) et les cloisons verticales radiaires (sans kériothèque) sont épaisses, donnant une apparence robuste à la microstructure interne, en section. Ce caractère est moins marqué chez les Orbitopselles.
- Les cloisons verticales radiaires, communes dans ce groupe, n'apparaissent que chez quelques genres des Hauraniinés (*Meyendorffina-Orbitammina*) et des Pfenderinidés (*Pseudopfenderina* évolué). Cette microstructure est absente chez les Amijiellinés et les Valvulinidés.

3. 2. Les Hauraniidés

Ce groupe de Lituolidés est subdivisé en deux rameaux phylétiques (Fig. 3 et 4) indépendants, issus vraisemblablement d'un ancêtre commun. L'enroulement est dans

Fig. 3 : Arbre phylétique probable des Hauraniidés (Hauraniinés) avec des piliers dans la zone centrale des loges. La suppression des lamelles sub-horizontales du réseau hypodermique pourrait conduire à l'individualisation d'un système de cloisons subverticales grêles (chez *Lucasella*) modifiées ultérieurement en cloisons verticales radiaires chez *Meyendorffina-Orbitammina*. Cette interprétation reste hypothétique.
Le système de stolons est radiaire.
Paroi et marge de la loge : rh = réseau hypodermique, lsv = lames subverticales, cg = cloisons grêle, cv = cloisons verticales radiaires
Centre de la loge : p = piliers subcylindriques, o = ouverture multiple (pores).

Fig. 3 : Tentative phylogenetic tree of the Hauraniids ("Hauraniinés") with pillars in the central zone of chambers. A system of slender subvertical partitions (as in *Lucasella*) could be proceeded from the hypodermic network after suppression of subhorizontal lamellae. The slender (irregular) subvertical partitions could be later modified into vertical (regular) radial partitions in the *Meyendorffina-Orbitammina* lineage. This interpretation is still hypothetical.
Stolons system radial.
Wall and inner margin of chamber : rh = hypodermic network, lsv = subvertical lamellae, cg = slender subvertical partitions, cv = vertical radial partitions
Center of chamber : p = subcylindrical pillars, o = multiple aperture (pores)



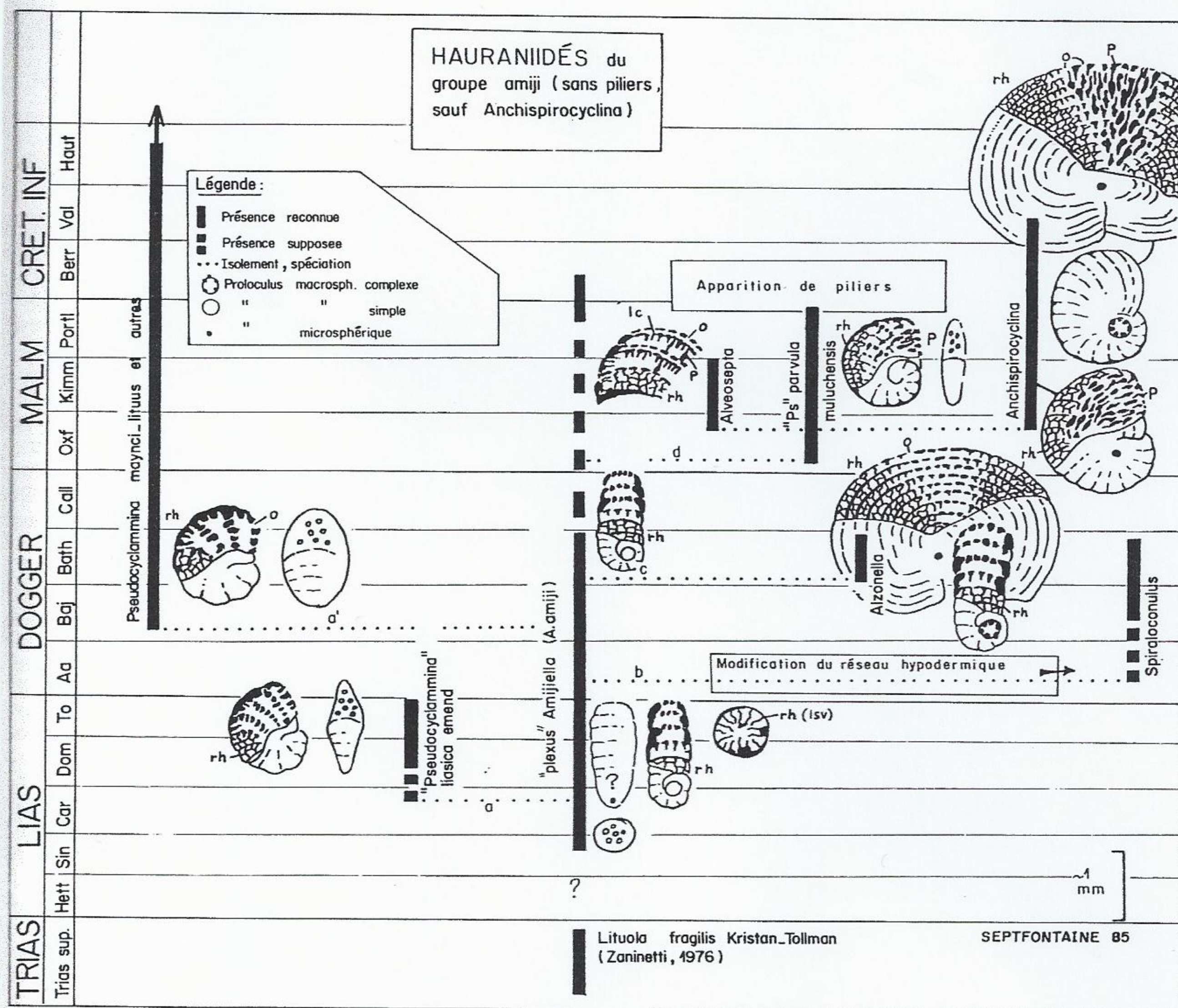
l'ensemble de type planispiralé ; les loges adultes sont parfois déroulées, unisériées (falciformes à annulaires).

3. 2. 1. Les Hauraniinés

Dans notre interprétation (Fig. 3) les *Haurania* à piliers dans la zone centrale des loges (*H. deserta* HENSON) sont considérés comme un groupe phylogénétique à part, indépendant de *A. amiji* , mais probablement issu de ce dernier.
Le genre *Haurania* (loges cylindriques au stade adulte) peut produire de manière itérative des morphotypes à loges arquées falciformes; nous en avons observé au Carixien et plus particulièrement dans le Domérien ? - Toarcien du Maroc (Pl. I , fig. 13-14) qui représentent probablement des formes de passage au genre *Timidonella* BASSOULLET, CHABRIER et FOURCADE de l'Aaléno-Bajocien inf. Dans le rameau phylétique *Haurania-Timidonella* on retrouve une biosérie évolutive selon le schéma proposé Fig. 1 (quatrième principe). Dans une population de *Timidonella*, certains individus macrosphériques à loges adultes cylindriques sont des morphotypes à morphologie ancestrale, de type *Haurania*. . Se référer aux formes pl. 2, fig. 11 à 17 de BASSOULET, CHABRIER et FOURCADE (1976).
Notons encore que les genres *Anchispirocyclina* (du Malm-Crétacé inf.) et *Saudia* HENSON du Paléocène, bien figurés par DROBNE et HOTTINGER (1971) sont des isomorphes de *Timidonella.* Ils doivent être séparés dans le cadre d'une classification évolutive.
Le cas des genres *Lucasella* GUTNIC et MOULLADE, *Meyendorffina* AUROUZE et BIZON, et *Orbitammina* (formes A et B) BERTHELIN est plus délicat. Ces trois genres forment vraisemblablement une seule lignée phylétique issue de *Haurania deserta,* selon le modèle proposé Fig. 1.

Fig. 4 : Arbre phylétique probable des Hauraniidés (Amijiellinés) avec réseau hypodermique mais sans piliers dans la zone centrale des loges. On remarquera cependant l'apparition progressive de piliers dans le rameau des "Pseudocyclammines" gr. *parvula-muluchensis/Anchispirocyclina* et chez *Alveosepta* au Malm (HOTTINGER, 1967). Ce groupe encore mal connu est tentativement rattaché aux Amijiellinés. Le genre *Pseudocyclammina* est polyphylétique. Le système de stolons est radiaire.
Paroi et marge de la loge : rh = réseau hypodermique, lsv = lames subverticales.
Centre de la loge : p = piliers subcylindriques ou lamelliforme, o = pores de l'ouverture multiple, lc = ligne claire dans le septum d'*Alveosepta*.

Fig. 4 : Tentative phylogenetic tree of the Hauraniids ("Amijiellinés") with hypodermic network but without pillars in the central zone of chambers. Note however the progressive apparition of pillars in the "*Pseudocyclammina*" gr. *parvula-muluchensis/Anchispirocyclina* lineage and in *Alveosepta* during U. Jurassic times (HOTTINGER, 1967) ; this group (not yet well investigated) is tentatively related to Hauraniids. The genus Pseudocyclammina appears as polyphyletic. Stolons system radial.
Wall and inner margin of chamber : rh = hypodermic network, lsv = subvertical lamellae.
Center of chamber : p = subcylindrical or lamelliform pillars, o = multiple aperture (pores), lc = clear line in the septum of *Alveosepta.*



Cette interprétation nous conduit à envisager une modification du réseau hypodermique (chez les formes évoluées de *Haurania*) qui se transformerait en cloisons verticales radiaires "grêles" 4) après suppression des lamelles sub-horizontales. Seules les lames verticales

4) Par opposition aux véritables cloisons verticales radiaires "robustes" des Mesoendothyridés (*Lituosepta, Labyrinthina*).

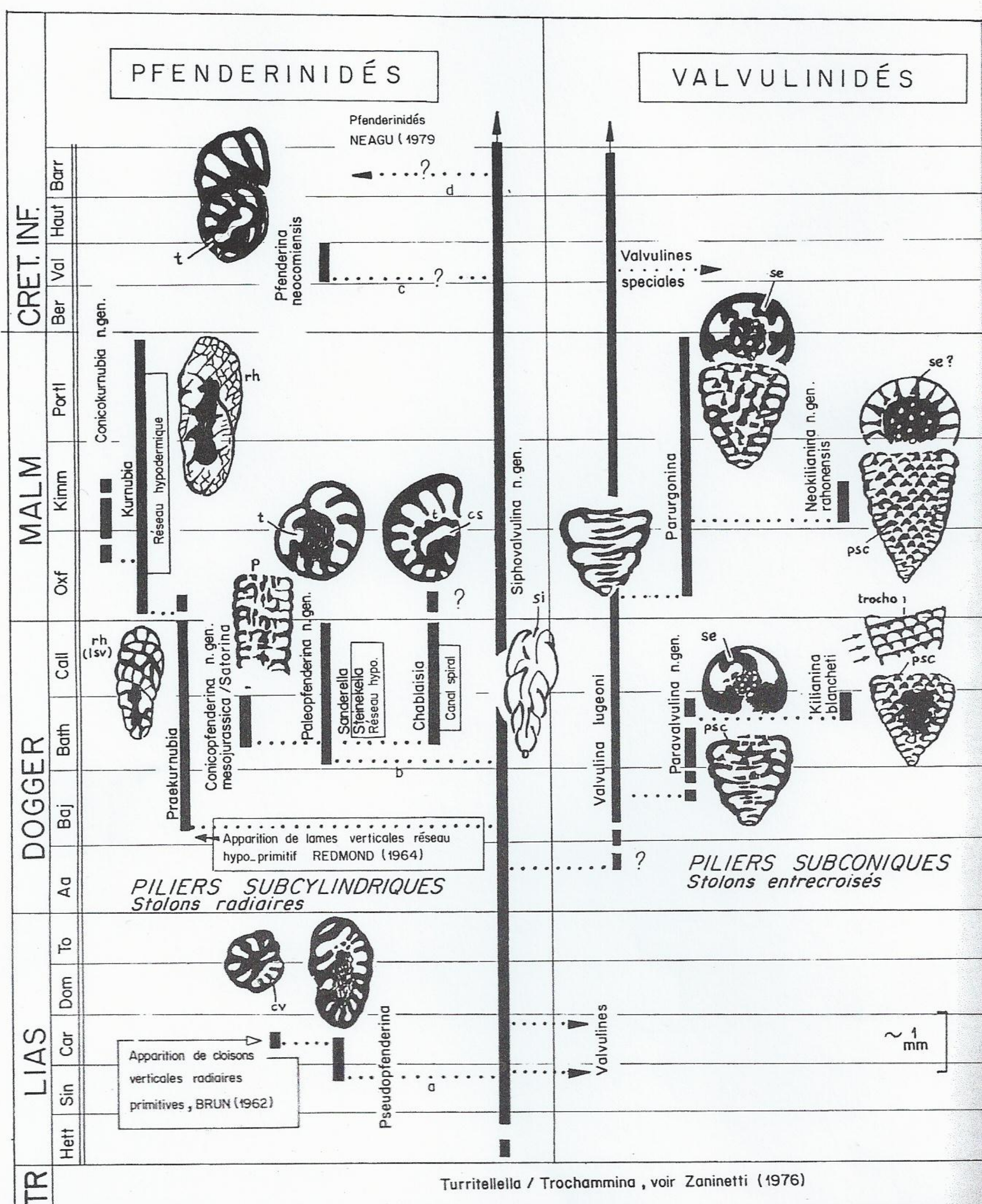


Fig. 5 : Arbre phylétique probable des Lituolidés à enroulement trochospiralé : Pfenderinidés et Valvulinidés.

- Les Pfenderinidés sont caractérisés par des piliers subcylindriques dans la zone axiale du test (système de stolons radiaires) formant une columelle massive à la suite du dépôt de calcite secondaire sécrétée dans les espaces interpiliers. La columelle est généralement creusée secondairement par un tunnel ou un canal.

La paroi et la zone marginale des loges montrent une diversité de microstructures : kériothèque ou réseau hypodermique ou encore cloisons verticales radiaires suivant les sous-familles considérés (voir le texte, paragraphe 4).

Paroi et marge de la loge : rh = réseau hypodermique, lsv = lames subverticales, cv = cloisons verticales radiaires
Zone axiale : p = piliers subcylindriques ; t = tunnel, cs = canal spiral.
- Les Valvulinidés évolués sont caractérisés par des piliers subconiques, dans la zone axiale du test, entre les "dents valvulaires" (système de stolons obliques entre-croisés). Ces piliers sont abondants chez les formes évoluées à grand nombre de loges par tour (*Parurgonina, Neokilianina* n. gen., etc.).
La paroi montre une microstructure kériothécale, sauf chez *Kilianina* et *Neokilianina* n. gen.
Section basale du test : Se = septum
Zone axiale : psc = piliers subconiques, si = siphon.

Fig. 5 : Tentative phylogenetic tree of trochospirally coiled Lituolids : Pfenderinids and Valvulinids.
- The Pfenderinids are characterized by subcylindrical pillars in the axial zone of the test (stolons system radial) appearing as a thick columella, after deposition of secreted calcite in the inter-pillars intervals. The columella can be secondarily bored by a tunnel or a groove. The wall and the marginal zone of the chamber may show diverse microstructures : keriotheca, hypodermic network or vertical radial partition depending on the subfamilies under consideration (see the text, chap. 4).
Wall and inner margin of chamber : rh = hypodermic network, sv = subvertical lamellae, cv = vertical radial partitions
Axial zone of the test : p = subcylindrical pillars, t = tunnel, cs = spiral canal.
- The evoluted Valvulinids are characterized by subconical pillars in the axial zone of the test, between the valvular tooth plates (cross wise-oblique stolons system). These pillars are abundants by advanced genera with a great number of chamber per whorl (*Parurgonina, Neokilianina* n. gen. etc).
The wall shows a keriothecal microstructure, except by *Kilianina* and *Neokilianina* n. gen.
Basal section of the test : Se = septum
Axial zone : psc = subconical pillars, si = siphon.

---

subsisteraient, en prenant le nom de cloisons verticales radiaires "grêles". Ensuite ces cloisons "grêles" se transformeraient en véritables cloisons verticales radiaires robustes (de type *Lituosepta*) chez *Meyendorffina* et *Orbitammina*.
L'évolution du réseau hypodermique au cours de l'ontogenèse chez *Haurania* (Pl. I,fig. 15) serait un argument en faveur de cette hypothèse : dans la paroi des loges adultes les lames verticales montrent parfois une tendance à s'individualiser et à se régulariser. Cette particularité s'observe aussi chez des *Haurania* figurés par HOTTINGER (1967, pl. 8, fig. 25 et 26). D'autre part on doit aussi envisager dans la zone centrale des loges la transformation des piliers subcylindriques-lamelliformes (*Haurania*) en piliers subconiques primitifs (*Lucasella*) correspondant respectivement à un système de stolons radiaires modifié (ou complété ?) en un système de stolons entrecroisés.
Un autre scénario retraçant l'évolution des genres *Meyendorffina* et *Orbitammina* (formes A et B) à partir d'un Pfenderinidé (*Conicopfenderina* ou *Satorina* ?) est aussi possible.
Cependant, la paroi des Orbitammines (à 2 couches, SEPTFONTAINE, 1980, pl. 2, fig. 20) ne montre pas la microstructure kériothécale caractéristique des Pfenderinidés ; il faudrait donc là aussi envisager une modification de la paroi.

3. 2. 2. Les Amijiellinés

La souche ancestrale du groupe est représentée par le genre *Amijiella* LOEBLICH et TAPPAN, 1985 (*A. amiji* HENSON) qui possède un réseau hypodermique rudimentaire dans la paroi, et une zone centrale des loges libre, sans piliers. Les loges adultes sont cylindriques.
Les premiers Amijiellinés apparaissent dans le Lias inf. (Sinémurien). Ils sont peut-être issus d'un groupe de Foraminifères à ouvertures multiples comme *Lituola fragilis* KRISTAN-TOLLMANN (*in* ZANINETTI, 1976) ; mais ceci reste à démontrer.

Le "plexus" *Amijiella* (*A. amiji*) est un groupe morphologiquement très plastique et l'on pourrait multiplier le nombre des espèces, qui ne présenteraient cependant guère d'intérêt stratigraphique. Par contre ce "plexus" est à l'origine d'un nombre important de genres et d'espèces de Foraminifères possédant un réseau hypodermique, au cours du Jurassique et du Crétacé (Fig. 4) :

a. Le genre *Pseudocyclammina* YABE et HANZAWA, polyphylétique. La première Pseudocyclammine est *P. liasica* HOTTINGER emend. SEPTFONTAINE, 1984 ; elle apparaît au Carixien élevé (?)/Domérien moyen et s'éteint au Toarcien. Cette espèce est morphologiquement très proche du stade jeune planispiralé de *Amijiella amiji* (individus macrosphériques) ce qui suggère une étroite parentée phylétique. Il en va de même pour les autres Pseudocyclammines du Dogger-Malm (*P. lituus* YOKOYAMA) et du Crétacé, issues de manière itérative du "stock" *Amijiella amiji*.
b. Le genre *Spiraloconulus* ALLEMANN et SCHROEDER peut être considéré comme un Amijielliné (sans piliers dans la zone centrale des loges) avec un réseau hypodermique modifié en cloisons verticales "grêles" comme dans le cas du genre *Lucasella* GUTNIC et MOULLADE et des Orbitammines (voir plus bas et Pl. I, fig. 16-17).
c. Le genre *Alzonella* BERNIER et NEUMANN est un Amijielliné du Bathonien qui développe des loges falciformes (le test est réniforme) chez les individus microsphériques. Le polymorphisme lié au cycle haplo/diploïde de reproduction est bien marqué (BERNIER et NEUMANN, 1970, pl. 1) et l'étude d'une population montre (en accord avec le quatrième principe, Fig. 1) que l'ancêtre du groupe devait être un morphotype plani-déroulé (cylindrique) tout à fait comparable aux *Amijiella amiji* macrosphériques qui montrent parfois un stade jeune planispiralé important (SEPTFONTAINE, 1983, fig. 3).
d. Au Malm, le genre *Alveosepta* HOTTINGER pose un problème phylétique avec la microstructure des septa (septum avec réseau hypodermique et ouvertures de

petit calibre communiquant dans les alvéoles du réseau, par résorption (HOTTINGER, 1967, p. 80)) qui représente une innovation morphologique particulière. Les pores grossiers de l'ouverture principale sont présents uniquement à la base du septum contrairement au genre *Pseudocyclammina* où ils sont répartis sur l'ensemble de la face septale.

On ne peut que supposer une relation phylétique entre *Alveosepta* et le groupe de "*Pseudocyclammina*" *parvula-muluchensis* décrit par HOTTINGER (1967) ; cette interprétation paraît justifiée par les autres caractères du test (loges basses, présence épisodique de piliers, aplatissement latéral) identiques chez *Alveosepta* et "*P.*" *parvula-muluchensis*.

Le genre *Anchispirocyclina* JORDAN et APPLIN montre lui aussi certaines relations morphologiques avec le groupe "*P.*" *parvula-muluchensis* : forme générale du test et des loges ; présence du réseau hypodermique et de piliers, rares chez "*P.*" *parvula-muluchensis* et abondants chez *Anchispirocyclina*. Ce dernier développe un test réniforme à discoïde à la fin du Jurassique sup. (RAMALHO,1971).

Notons que cette biosérie évolutive, si l'on admet la relation (très hypothétique) de "*P.*" *parvula-muluchensis* avec *Amijiella amiji*, suivrait dans les grandes lignes la série évolutive virtuelle proposée Fig. 1.

Cependant, on n'a encore jamais observé, dans les populations du genre *Anchispirocyclina*, d'individu macrosphérique à test cylindrique chez l'adulte, qui rappeleraient la morphologie de *Amijiella amiji*, forme ancestrale supposée de la biosérie.

3.3. Les Pfenderinidés

Ce groupe, avec les Valvulinidés, présente un ensemble de genres qui possèdent tous un mode d'enroulement trochospiralé (par opposition à l'enroulement planispiralé des Mesoendothyridés et des Hauraniidés) ainsi que des structures associées à l'ouverture simple ou multiple. La paroi montre une microstructure kériothécale, sauf chez les Kurnubiinés (avec réseau hypodermique) et certains Valvulinidés : *Kilianina* PFENDER et *Neokilianina* n. gen.

Le développement du morphotype "Pfenderine" à partir du "plexus" *Siphovalvulina* n. gen. (à siphon columellaire) est typiquement itératif (Fig. 5). Nous avions précédemment supposé (SEPTFONTAINE, 1980, p. 186) que les Pfenderines du Dogger (*Paleopfenderina* n. gen.) étaient issues d'un "stock" de Valvulines après modification de la plaque dentale. Dans la nouvelle interprétation présentée ici ces Valvulinidés spéciaux sont considérés comme le résultat d'une convergence morphologique et non comme des formes de passage aux Pfenderines. Tous les Pfenderinidés sont caractérisés par des piliers subcylindriques ou lamelliformes dans la zone axiale du test (système de stolons radiaires).

Chez les Pfenderinidés on distingue au moins quatre étapes successives, itératives, conduisant au type morphologique "Pfenderine :

a. Au Sinémurien élevé, c'est l'apparition de *Pseudopfenderina* HOTTINGER ; la relation morphologique avec *Siphovalvulina* n. gen. est documentée par de nombreuses formes de passage (SEPTFONTAINE, 1980, pl. 3, fig. 9-12, 17 et 18).
   Le genre *Pseudopfenderina* ne possède pas de "subcameral tunnel" au sens de REDMOND (1965), voir HOTTINGER (1967). On note le développement de cloisons verticales radiaires ébauchées dans les dernières loges des formes évoluées (BRUN, 1962 ; HOTTINGER, 1967).

b. Au Bathonien, c'est le genre *Paleopfenderina* n. gen. (*P. salernitana* (SARTONI et CRESCENTI) qui fait son apparition. Cette Pfenderine possède un "subcameral tunnel" et présente toutes les caractéristiques du genre *Pfenderina* (*P. neocomiensis* (PFENDER). Cependant il existe un important "gap" stratigraphique entre ces deux homéomorphes, depuis l'Oxfordien jusqu'au Berriasien. Le Jurassique supérieur montre fréquemment un faciès carbonaté en Europe, Afrique du N, Turquie, etc. ; pourtant le morphotype "Pfenderine" n'a jamais été signalé dans ces milieux favorables et bien étudiés, où pullulent les Kurnubiinés et les Valvulinidés.
   On observe chez les Paleopfenderininés des morphotypes évolués (*Steinekella* REDMOND) qui tendent à développer un réseau hypodermique, probablement à partir de la modification d'une paroi à microstructure kériothécale, comme chez *Paleopfenderina* n. gen.
   Le genre *Sanderella* REDMOND montre le développement de loges déroulées unisériées (falciformes) chez l'adulte. C'est un caractère qui n'est encore connu que chez les Paleopfenderininés du Dogger[5], comme d'ailleurs la présence d'un canal spiral situé sous le "subcameral tunnel" chez *Chablaisia* SEPTFONTAINE.
   Le genre *Pseudoeggerella* n. gen. (Pl. II, fig. 6-8) est interprété comme un Pfenderinidé primitif, sans "subcameral tunnel". Les genres *Conicopfenderina* n. gen. (*C. mesojurassica* (MAYNC) et *Satorina* FOURCADE et CHOROWICZ présentent un stade déroulé, unisérié important des loges adultes, avec un test cylindrique à Orbitoliniforme. Ce sont des isomorphes de *Lituonella* SCHLUMBERGER. Le déroulement des loges adultes de *Paleopfenderina* n. gen. (ancêtre de *Conicopfenderina* n. gen.) s'observe parfois (SEPTFONTAINE, 1980, pl. 3, fig. 20); le "subcameral tunnel" a disparu dans le stade déroulé. Ces deux genres sont fréquemment associés dans la même lame mince, comme dans la Formation des Couches à Mytilus des Préalpes par exemple (SEPTFONTAINE, 1984, pl. 8, fig. 1).
   On pourrait concevoir un développement morphologique du groupe *Meyendorffina-Orbitammina* à partir du genre *Satorina* qui montre une masse centrale (piliers et remplissage calcitique) ainsi que la présence de piliers radiaux dans la zone marginale des loges. Il faudrait dans ce cas envisager une transformation des piliers radiaux en cloisons verticales radiaires, chez les individus macrosphériques ; les individus microsphériques discoïdes de *Satorina* sont encore assez mal connus. D'autre part, le stade jeune des loges de *Satorina* est trochospiralé (caractère de Pfenderinidé) alors que le stade jeune des Meyendorffines est planispiralé. Enfin la répartition paléobiogéographique de *Satorina* et *Orbitammina* (liés respectivement à la marge S et N de la Téthys, BASSOULLET *et al.* (1985)) indiquerait plutôt une évolution indépendante de ces deux genres. Il existe aussi une incompatibilité écologique entre les Orbitammines (lagon externe) et les Pfenderines (lagon interne) qui vivaient côte à côte mais dans des milieux différents sur la plate-forme carbonatée briançonnaise (SEPTFONTAINE, 1980, fig. 10 et 1984, p. 36 et fig. 10, p. 38).
   Pour ces différentes raisons nous conservons, provisoirement, le groupe *Meyendorffina- Orbitammina* avec les Hauraniinés, en attendant une documentation plus

5) Ces Pfenderinidés "spéciaux" (*Steinekella, Sanderella* etc) sont liés à la marge S de la Téthys (Arabie, Turquie) et peut-être à la plaque adriatique.

détaillée sur ces formes.

c. Au Valanginien, on note l'apparition du genre *Pfenderina* (*P. neocomiensis* (PFENDER)) mais on n'observe plus la grande variabilité morphologique qui caractérisait le groupe des Paleopfenderininés au Dogger.

d. Au Barrémien-Aptien, on note une nouvelle explosion morphologique des Pfenderinidés. Ces formes ont été décrites par NEAGU (1979) et ARNAUD-VANNEAU (1980). Les relations phylétiques des nouveaux taxons introduits par ces auteurs, avec *Siphovalvulina* n. gen. ou peut-être avec *Pfenderina* , restent à déterminer.
On peut remarquer que le genre*Siphovalvulina* n. gen. montre une grande variabilité morphologique au Crétacé inférieur, comme dans le Jurassique d'ailleurs. Nous lui rattachons les individus décrits et figurés comme *Belorussiella, Arenobulimina, Gaudryina* par ARNAUD-VANNEAU (1980) et qui possèdent tous un siphon central. Cette microstructure est absente de la définition de ces trois genres dans le traité de LOEBLICH et TAPPAN (1964).

Le rameau phylétique *Praekurnubia-Kurnubia-Conicokurnubia* n.gen. est issu du genre *Siphovalvulina* n. gen. Il montre le développement d'un réseau hypodermique en deux stades : apparition de lames subverticales dans la paroi de *Praekurnubia*, puis addition de lamelles subhorizontales chez *Kurnubia*. Enfin chez *Conicokurnubia* n. gen., qui possède des loges unisériées au stade adulte et un test orbitoliniforme, les lames subverticales se régularisent (SEPTFONTAINE, 1980, pl. 1, fig. 14 et Pl. II, fig. 12-13 du présent travail).

3. 4. Les Valvulinidés

Dans les grandes lignes le tableau Fig. 5 est comparable à celui que nous avions présenté précédemment (SEPTFONTAINE, 1980, fig. 8 et commentaire p. 186). Rappelons que les genres *Chrysalidina* D'ORBIGNY et *Accordiella* FARINACCI, du Crétacé supérieur, appartiennent aussi à la même famille des Valvulinidés. Une liaison phylétique étroite entre les genres *Kilianina, Neokilianina* n. gen. et *Valvulina* est suggérée par la présence d'un stade juvénile trochospiralé-trisérié chez les Kilianines (troisième principe, c) (Pl. II, fig. 10). Voir aussi FOURY et VINCENT (1967, p. 40 et pl. II).

IV. NOUVELLE CLASSIFICATION EVOLUTIVE DES LITUOLIDES JURASSIQUES

Cette classification est déduite des relations phylétiques entre les genres de Lituolidés discutés plus haut (Fig. 2 à 5). Les rameaux phylétiques latéraux (formés généralement par des bioséries de genres) sont des sous-familles. Chaque arbre phylogénétique, dont le tronc est composé d'un "plexus" de formes ancestrales à grande extension stratigraphique, représente une famille. L'ensemble de ces familles est groupé dans la super-famille des Lituolacea dont la définition est précisée.
En général, l'introduction de genres nouveaux pour distinguer les homéomorphes appartenant à une même famille est justifiée par des différences morphologiques évidentes : *Pseudopfenderina-Paleopfenderina* n. gen. ou *Paleopfenderina* n. gen.-*Pfenderina etc* . Parfois ces différences sont moins marquées : chez *Conicopfenderina* n. gen.-*Lituonella* . C'est d'ailleurs aussi le cas pour des taxons déjà introduits et bien connus, sans relation phylétique directe : *Orbitopsella-Orbitammina* ou *Timidonella-Anchispirocyclina* .
Il existe d'autre part des cas de convergence morphologique (assez rares) qui posent un réel problème de nomenclature : *Lituosepta-Labyrinthina* ou *Timidonella-Saudia* par exemple. Dans le cadre d'une classification évolutive ces morphotypes stratigraphiquement très éloignés doivent être placés dans des taxons différents (évolution parallèle). C'est évidemment une différence essentielle avec la simple clef de détermination.

La plupart des familles et sous-familles déjà existantes (LOEBLICH et TAPPAN, 1964 et 1985) ainsi que la super-famille Lituolacea ont été émendées. Les diagnoses sont présentées en anglais, afin de faciliter les comparaisons avec la classification du Treatise (LOEBLICH et TAPPAN, 1964).
Le cadre taxonomique présenté n'est pas rigide ; il reste ouvert à l'introduction de nouvelles sous-familles éventuelles (notamment dans le Crétacé) qui viendront se greffer sur le tronc commun des formes ancestrales constituant le lien familial.
Accompagnant la description des sous-familles on donne une énumération des genres, avec quelques notes taxonomiques. De nombreux problèmes morphologiques sont encore en suspens ; ils seront évoqués brièvement (rapports et différences) avec les genres concernés. Une description plus complète sera fournie avec les genres nouveaux introduits.

Superfamily LITUOLACEA de BLAINVILLE, 1825

Diagnosis : Test free, multilocular, straight or coiled. Early stage with plani (to strepto) or trochospiral coiling ; may uncoil in later stages. Wall microgranular to agglutinated, imperforate, with or without various microstructures (keriotheca, alveolae, hypodermic network) covered by a tectum. Chambers simple or with vertical radial partitions or pillars. Aperture single or multiple ; stolons system radial or crosswise-oblique.

Stratigraphic repartition : Lias to Recent

Paleoecology : Lagoonal shallow, warm waters ; carbonate muddy or sandy sediment.

Family MESOENDOTHYRIDAE VOLOSHINOVA, 1958

Diagnosis : Test strepto or planispirally coiled, involute, in initial chambers ; later uncoiled to various degrees. Adult chambers cylindrical or flattened, falciform to cyclical. Wall microgranular to agglutinated, imperforate ***with a keriotheca.*** Interior of chambers simple or ***with vertical, radial partitions,*** with or without pillars in the central part. Aperture a single slit or numerous pores, may be transformed during ontogenetic growth. Stolons system radial.

Stratigraphic repartition : Lias to L. Cretaceous (U. Cretaceous ?)

Subfamily MESOENDOTHYRINAE VOLOSHINOVA, 1958

Diagnosis : Test streptospiral, rarely planispiral. Adult chambers uncoiled, cylindrical. Wall with a keriotheca. ***Septa reduced in primitive forms.*** Interior of chambers simple or with pillars in the central part. ***Aperture basal to areal, a single slit in initial chambers,*** becoming multiple, cribrate, in adult stage.

Stratigraphic repartition : Lias to L. Cretaceous (U. Cretaceous ?)

Genus *Mesoendothyra* DAIN, 1958

Type species : *Mesoendothyra izumiana* Dain, 1958

Synonymy : *Bosniella* GUSIC, 1977 (*B. oenensis* GUSIC, 1977)

Remarks : Additional informations and figurations to the original description can be found in GUSIC (1969) and FURRER et SEPTFONTAINE (1977, pl. 2, fig. 4-7) where the ontogenetic evolution of the aperture (slit to cribrate) can be seen in *M. croatica* GUSIC. Some morphotypes show the development of pillars (this paper, Pl. I , fig. 2-4). The presence or absence of a keriotheca which is not always visible due to diagenesis, is not a reliable criterion for the distinction between the taxons *Mesoendothyra* and *Bosniella*, considered here as synonyms.

Genus *Biokovina* GUSIC, 1977

Type species : *Biokovina gradacensis* GUSIC, 1977

Remark : This genus has been well figured and studied by GUSIC (1977). However we don't agree with the perforate interpretation of the wall ; to our opinion the tectum has been simply eroded mechanically and the alveolae of the keriotheca opened to the exterior, as for the genus *Lituolipora* GUSIC and VELIC (see discussion in SEPTFONTAINE, 1980, p. 172 and 174). The family Biokovinidae GUSIC, 1977, based only on one character : the presence of a keriotheca (and a "perforate" wall) is not retained here.

Subfamily PLANISEPTINAE n. subfam.

Diagnosis : Test planispirally coiled, involute, compressed laterally. Wall with a keriotheca. Interior of chambers simple or with vertical radial partitions, and pillars in one median layer. Aperture multiple, several rows of pores.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to L. Domerian

Genus *Planisepta* n.gen.

Type species : *Lituosepta compressa* HOTTINGER, 1967

Remark : See complete description and figurations in HOTTINGER (1967) and SEPTFONTAINE (1984).

Comparisons : Differs from *Paleomayncina* n. gen. by the presence of vertical radial partitions, and pillars ; transitional morphotypes can occur between the two genera. Differs from *Lituosepta* by the lateral compression of the test (discussion in SEPTFONTAINE, 1984, p. 212-213).

Stratigraphic repartition : U. Carixian to L. Domerian

Genus *Paleomayncina* n.gen.

Type species : *Mayncina termieri* HOTTINGER, 1967

Remark : See complete description and figurations in HOTTINGER (1967) and SEPTFONTAINE (1984).

Discussion : The genus *Lituolipora* shows rather coarse alveolae in a microgranular wall. These alveolae open to the exterior due to erosion of the tectum. Indeed this microstructure can be interpreted as a coarse keriotheca (there are transitions between keriotheca and alveolar wall) may be under special ecological conditions (?). We have also frequently observed a (finer) keriotheca in the wall of *Paleomayncina* n. gen. *termieri* in Morocco. The two genera are probably phylogenetically closely related if not synonyms.
As for the Biokovinidae (see above) the family Lituoliporidae GUSIC et VELIC, 1978 is not retained in our classification.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Carixian (L. Domerian ?)

Subfamily ORBITOPSELLINAE HOTTINGER and CAUS, 1982

Diagnosis : Test planispirally coiled in early stage, uncoiled in the adult. Adult chambers cylindrical, or ***falciform to cyclical.*** Polymorphism accentuated in advanced forms ; ***proloculus of megalospheric generation with complex inner structure***. Wall with a keriotheca. Interior of chambers subdivided by vertical radial partitions, and pillars in the central zone. Aperture multiple, several rows of pores.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Carixian (L. Domerian ?)

Genus *Lituosepta* CATI, 1959

Type species : *Lituosepta recoarensis* CATI, 1959

Diagnosis : Test planispirally coiled in early stage, later uncoiled, straight. Adult chambers cylindrical. Proloculus of megalospheric generation simple. Wall with a keriotheca. Interior of chambers subdivided by vertical radial partitions ; pillars may be present in the central zone. Aperture multiple, cribrate.

Comparisons : *Lituosepta* as here redefined doesn't follow the conception of HOTTINGER (1967) ; see discussion in SEPTFONTAINE (1984). *Lituosepta* (*L. recoarensis* CATI, 1959) differs from *Planisepta* n. gen. ("*Lituosepta*" *compressa* HOTTINGER, 1967) by the cylindrical shape of adult chambers. These two genera, as here reconsidered, have a different stratigraphic range. *Lituosepta* differs from *Labyrinthina* WEYNSCHENK by a less important initial coiling. Morphotypes with a complex proloculus belong to the megalospheric generation of the genus *Orbitopsella* MUNIER-CHALMAS, in higher stratigraphic levels (SEPTFONTAINE, in prep.).

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian

Genus *Orbitopsella* MUNIER-CHALMAS, 1902

Type species : *Orbitulites praecursor* GÜMBEL, 1872

Remark : See excellent description and drawings by HOTTINGER (1967). Some additional considerations about the microstructure of the wall and the stratigraphic occurence are given by SEPTFONTAINE (1984).

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Carixian (L. Domerian?)

Subfamily LABYRINTHININAE n. subfam.

Diagnosis : Test planispirally coiled in early stage, uncoiled in the adult. Adult chambers cylindrical, may flatten and become falciform. Proloculus of megalospheric generation simple or complex in advanced forms. Wall thick, probably with a keriotheca. Interior of chambers subdivided by vertical, radial partitions ; pillars may be present in the central zone. Aperture multiple, cribrate.

Stratigraphic repartition : U. Jurassic

Genus *Labyrinthina* WEYNSCHENK, 1951

Type species : *Labyrinthina mirabilis* WEYNSCHENK, 1951

Diagnosis : See above the definition of the subfamily Labyrinthininae.

Comparisons : Spiral stage more important (3 whorls) than by Lituosepta (1,5)

Stratigraphic repartition : U. Jurassic

General remark : In the lower Cretaceous several genera are most probably closely related to the "plexus" *Mesoendothyra* and should be placed (after future investigations) in the family Mesoendothyridae, subfamily Mesoendothyrinae : *Debarina* FOURCADE, RAOULT and VILA ; *Melathrokerion* BRÖNNIMANN and CONRAD ; *Charentia* NEUMANN, *Daxia* CUVILLIER and SZAKALL etc., or in other suprageneric taxons (see LOEBLICH and TAPPAN, 1985).
The taxonomical position of *Nautiloculina* MOHLER is still problematical (see BRÖNNIMANN, 1968) ; it could be placed in the Mesoendothyridae (Mesoendothyrinae).

Family HAURANIIDAE n. fam.

Diagnosis : Test uncoiled uniserial or planispirally coiled, involute in younger stage ; may become uncoiled uniserial in adult stage. Adult chambers variously shaped : cylindrical or flattened, falciform to cyclical. Proloculus of megalospheric generation simple or complex in advanced forms. Wall microgranular to agglutinated ***with hypodermic network***, sometimes transformed in vertical partitions only. Septa simple or with complicated microstructure. Interior of chambers simple or with pillars, sometimes with calcitic filling. Aperture multiple, cribrate or several rows of pores. Stolons system radial or crosswise-oblique.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Cretaceous

Subfamily HAURANIINAE n. subfam.

Diagnosis : Test uncoiled, straight, uniserial or planispiral in younger stage, becoming uncoiled in the adult, sometimes with a conical, orbitoliniform shape. Adult chambers cylindrical or flattened, falciform to cyclical. ***Pillars in the central part of the chambers***, lamelliform, subcylindrical or subconical ; ***calcitic filling may occur between pillars***. Aperture multiple, stolons system radial or ***crosswise-oblique.***

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Bathonian

Genus *Haurania* HENSON, 1948

Type species : *Haurania deserta* HENSON, 1948

Description : Test straight uniserial. Chambers cylindrical or somewhat flattened laterally and falciform. ***Presence of pillars*** in the central part of the chambers. Aperture cribrate.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Bathonian

Genus *Timidonella* BASSOULLET, CHABRIER and FOURCADE, 1974

Type species : *Timidonella sarda* BASSOULLET, CHABRIER and FOURCADE, 1974

Remark : See description in BASSOULLET *et al.* (1974 and 1976)

Stratigraphic repartition : Aalenian (?) to Bajocian

Genus *Lucasella* GUTNIC et MOULLADE, 1967

Type species : *Coskinolina minoricensis* BOURROUILH and MOULLADE, 1963

Synonymy : *Dictyoconus (D. cayeuxi* LUCAS); *Coskinolina (Meyendorffina) ; (C. M.) minoricensis* et *bizonorum* BOURROUILH and MOULLADE)

Remark : See the descriptions and figurations of LUCAS (1935), BOURROUILH and MOULLADE (1963), GUTNIC and MOULLADE (1967) and the taxonomic discussion in KEMPER (1976). According to our conception this taxon includes the genus *Lucasella* s. str. (with a more or less cylindrical adult test) together with the *"Dictyoconus" cayeuxi* group (showing a very low conical test). These two morphotypes are often associated together in the same thin section (e.g. sample R. PAPILLON, Rif, Morocco ; Pl. I ,fig. 16-17) with transitional forms. They generally show a macrospheric initial chamber (A1 and A2 generations ?). Early chambers are planispirally coiled (coiling trochospiral ? by low conical morphotypes).

Discussion : This group of orbitoliniform Foraminifera is probably issued from the genus *Haurania* , after simplification of the hypodermic network in vertical (slender) radial partitions. This modification can be observed during the ontogenetic growth of the genus *Haurania* (Pl. I, fig. 15). Pillars in the central zone of chambers are irregularly shaped, but sometimes show clearly a triangular section (BOURROUILH and MOULLADE, 1963, pl. XVI, fig. 17) related to a crosswise-oblique stolons system. The *Lucasella* s. l. represent a transitional group between *Haurania* and *Meyendorffina* .

Comparison : *Meyendorffina* has a greater size ; robust and regular vertical radial partitions in the marginal zone of the chambers, and axial calcitic filling between subconical (?) pillars.

Stratigraphic repartition : U. Aalenian (?) to Bajocian (Bathonian ?)

Genus *Meyendorffina* AUROUZE and BIZON, 1958

Type species : *Meyendorffina bathonica* AUROUZE and BIZON, 1958

Remark : In addition to the original description, we have noted (SEPTFONTAINE, 1980, pl. 2, fig. 20) that the wall of this genus is sometimes double, with a microgranular inner layer and an agglutinated (translucide) outer layer.

Discussion : HOTTINGER (1967) has interpreted the genus *Meyendorffina* as the possible megalospheric generation of *Orbitammina* BERTHELIN. We agree with this interpretation, at least for the specimen with a large proloculus. However we think that individuals showing a small proloculus, at a lower stratigraphic level (L. Bathonian), non associated with discoïd microspheric tests, must be considered as early ancestors of the group (see fig. 1) and we keep them in the genus *Meyendorffina*.

Stratigraphic repartition : Bathonian

Genus *Orbitammina* BERTHELIN, 1893

Type species : *Orbicula elliptica* D'ARCHIAC,1843

Remark : See original description and the paper of MAYNC (1961) ; see also above , under *Meyendorffina*.

Stratigraphic repartition : U. Bathonian

Subfamily AMIJIELLINAE n. subfam.

Diagnosis : Test uncoiled or planispirally coiled, may uncoil in adult stage. Adult chambers cylindrical or flattened, falciform to cyclical. Septa simple or ***with complicated microstructure. Interior of chambers commonly simple***, some genera may develop pillars. Aperture multiple.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Cretaceous

Genus *Amijiella* LOEBLICH and TAPPAN, 1985

Type species : *Haurania amiji* HENSON, 1948

Diagnosis : Test straight, uniserial or planispiral to uniserial in megalospheric generation (?) ; chambers cylindrical in adult stage. ***Interior of chambers simple.*** Aperture cribrate.

Remark : The genus *Amijiella* includes only the species *A. amiji* (HENSON) without pillars.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Berriasian

Genus *Pseudocyclammina* YABE and HANZAWA, 1926

Type species : *Cyclammina lituus* YOKOYAMA, 1890

Remarks : See the very complete description of MAYNC (1959 and 1960) ; the genus *Pseudocyclammina* is probably polyphyletic. More research on the subject is necessary, especially in the Cretaceous, before a taxonomic revision.

Stratigraphic repartition : (U. Carixian ?) Domerian to Cretaceous

Genus *Spiraloconulus* ALLEMANN and SCHROEDER, 1980

Type species : *Spiroconulus perconigi* ALLEMANN and SCHROEDER, 1972

Remark : See original description in ALLEMANN and SCHROEDER (1972)

Stratigraphic repartition : (Aalenian ?) Bajocian to Bathonian

Genus *Alzonella* Bernier and NEUMANN, 1970

Type species : *Alzonella cuvillieri* BERNIER and NEUMANN, 1970

Synonymy : *Limognella* PELISSIE and PEYBERNES, 1982 ; (*L. dufaurei* PELISSIE and PEYBERNES, 1982)

Remark : See complete description by BERNIER and NEUMANN (1970) and additional informations by FURRER and SEPTFONTAINE (1977, pl. 1, fig. 10-13).

Discussion : According to PELISSIE and PEYBERNES (1982) the genus *Limognella* shows an endoskeleton ("excroissance septale") bounded to the roof of the chambers, which is lacking in *Alzonella* . To our opinion this (apparent) structure is only resulting from the highly agglutinated (pelletoids) character of the wall, particularly on vertical partitions of the hypodermic network, which complicates the interpretation of the interior of the chambers. Such a structure (less pronounced) can also be observed on pl. 2, fig. 3 of BERNIER and NEUMANN (1977). The stratigraphic range of the two genus is similar. *Pseudochoffatella* DELOFFRE, 1961 is a Cretaceous isomorph.

Stratigraphic repartition : Bathonian

Genus *Alveosepta* HOTTINGER, 1967

Type species : *Cyclammina jaccardi* Schrodt, 1894

Remark : For accurate description and extensive figuration see HOTTINGER (1967).

Stratigraphic repartition : U. Oxfordian to Kimmeridgian

Genus *Anchispirocyclina* JORDAN and APPLIN, 1952

Type species : *Anchispirocyclina henbesti* JORDAN and APPLIN, 1952

Remark : See original description and additional informations in MAYNC (1959) and HOTTINGER (1967).

Comparisons : *Pseudospirocyclina* HOTTINGER, 1967 is probably a synonym of *Anchispirocyclina* ; its internal structure and coiling (test planispiral throughout) are more simple and the simple megalospheric proloculus indicates perhaps a primitive stage in the bioserie of the genus *Anchispirocyclina*.

The presence of pillars (lacking in other genera of the subfamily Amijiellinae) is interpreted as an evolutionary novelty arising progressively (?) in the bioserie *"Pseudocyclammina"* gr. *parvula-muluchensis* - *"Pseudospirocyclina"* - *Anchispirocyclina* . *Timidonella* (Bajocian) and *Saudia* (Paleocene) are isomorphs of *Anchispirocyclina* . The later has in general a more important planispiral stage than that of the formers, in the megalospheric generation.

Stratigraphic repartition : (Oxfordian ?) Kimmeridgian to Valanginian (?).

Family PFENDERINIDAE SMOUT and SUGDEN, 1962

Diagnosis : Test ***trochospiral***, adult chambers may be uncoiled with various shapes : cylindrical or falciform. The early trochospiral stage may be reduced in advanced forms showing essentially a uniserial conical, orbitoliniform, test. Wall microgranular, rarely agglutinated, with a keriotheca that may transform in an hypodermic network ; radial partitions may be present. ***Siphonal canal*** connecting successive apertures of primitiv forms, or ***pillars between a porous apertural plate and the anterior wall (septum) of the chamber***, in more advanced genera ; these pillars are situated at the inner side against the spiral axis, and the ***intervals between pillars are often filled with calcitic material***, giving the appearance of a thick ***columella . Subcameral groove or tunnel***, simple or multiple, secondarily formed , present in advanced genera ; ***spiral canal*** may be added below subcameral groove. Aperture single, basal, or porous apertural plate. ***Stolons system radial.***

Remark : The family Pfenderinidae, as considered here, may be polyphyletic ; the Paleopfenderininae n. subfam. could also well originate from the Valvulinids (our previous interpretation, SEPTFONTAINE, 1980) after modification of the tooth plate and of the stolons system (?).

Stratigraphic repartition : Hettangian to L. Cretaceous (U. Cretaceous ?)

Subfamily PSEUDOPFENDERININAE n. subfam.

Diagnosis : Test trochospirally coiled throughout. Siphonal canal situated axially, or massive axial columella made by interseptal pillars and calcitic infilled material between pillars in more advanced forms. ***No subcameral tunnel***. Vertical radial partitions may be present in the last chambers of advanced genera. Aperture single associated with siphonal structure, or multiple associated with pillars.

Stratigraphic repartition : Hettangian to L. Cretaceous (U. Cretaceous ?)

Genus *Siphovalvulina* n. gen.

Type species : *Siphovalvulina variabilis* n. sp.

Synonymy : This very common Foraminifera has been variously named by the authors : *Belorussiella, Gaudryina, Trochammina etc* , although these genera do not possess a central siphon (see LOEBLICH and TAPPAN, 1964).

Generic diagnosis : Test trochospirally coiled, high or low. In general three chambers per whorl. Wall may show a keriothecal structure, rarely visible. Interior of chambers free. Twisted siphonal canal connecting successive apertures. Aperture unique, basal, may become cribrate in last chambers of advanced forms.

Remark : For complete description and interpretation of the siphonal structure (tooth or dental plate of authors) see HOFKER in HOTTINGER (1967, p. 25). The evolution of the aperture from simple to multiple (porous) can be seen on pl. 3, fig. 17-18 of SEPTFONTAINE (1980). This feature indicates a close morphological relationship of *Siphovalvulina* n. gen. with the Pfenderinids.

Specific diagnosis : This new genus is monospecific, but morphologically very variable particularly the shape and size of the test. This variability is of no biostratigraphic value.

Holotype : pl. 2, fig. 10 in SEPTFONTAINE (1980).

Type locality : Zuckerspitz, in the swiss Prealps (Canton of Fribourg) ; Sample Pa 1517.

Stratigraphic repartition : Hettangian to L. Cretaceous (U. Cretaceous ?)

Genus *Pseudopfenderina* HOTTINGER, 1967

Type species : *Pfenderina butterlini* BRUN, 1962

Remark : See complete description by BRUN (1962) and HOTTINGER (1967).

Comparisons : This genus differs from other homeomorphs : *Paleopfenderina* n. gen., *Pfenderina* , by the absence of a subcameral tunnel. In the upper Carixian advanced forms of *Pseudopfenderina* show the development of primitive radial partitions in the last chambers (BRUN, 1962). This peculiar feature is not known in other Pfenderinids.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to Carixian

Subfamily PALEOPFENDERININAE n. subfam.

Diagnosis : Test trochospiral, ***adult chambers may be uncoiled with various shapes : cylindrical or falciform***. Early trochospiral stage may be reduced in advanced forms with a ***cylindrical to conical test***. Wall with a keriotheca, may be modified into an hypodermic network. Pillars between apertural plates and septa, with calcitic filling in inter-pillars cavities, giving appearance of a columella. ***Subcameral groove or tunnel present***, simple or multiple ; ***spiral canal*** may be also present. Aperture multiple, a porous apertural plate.

Stratigraphic repartition : Bathonian to Callovian (Oxfordian ?)

Genus *Paleopfenderina* n. gen.

Type species : *Pfenderina salernitana* SARTONI and CRESCENTI, 1962

Synonymy : *Pfenderina trochoidea* SMOUT and SUGDEN, 1961, with a low trochospiral coiling, is also placed in the new genus *Paleopfenderina.*

Remark : See original description of *P. salernitana* in SARTONI and CRESCENTI (1962) and *P. trochoidea* in SMOUT and SUGDEN (1961).

Comparisons : *Paleopfenderina* n. gen. differs from *Pfenderina* HENSON by the superficial position of the tunnel, as a groove at the surface of the columella. The inter-pillars spaces are filled with calcitic material in *Paleopfenderina* n. gen., whereas in *Pfenderina* the filling is less important and the pillars clearly visibles.

Stratigraphic repartition : Bathonian to Callovian ?

Genus *Conicopfenderina* n.gen.

Type species : *Lituonella mesojurassica* MAYNC (1972)

Remark : See description and figurations by MAYNC (1972). The name *Lituonella* SCHLUMBERGER (designating an Eocene Foraminifera, without phyletic relation with *"Lituonella" mesojurassica*) should not be used for a middle jurassic orbitoliniform Foraminifera, as these two genera do not belong to the same phyletic branch (isomorphy).

Comparison : *Conicopfenderina* n. gen. differs from *Parurgonina* CUVILLIER, FOURY and PIGNATTI MORANO, 1968 by its uniserial arrangement of chambers. The coiling is trochospiral in *Parurgonina.*

Stratigraphic repartition : U. Bathonian

Genus *Satorina* FOURCADE and CHOROWICZ, 1980

Type species : *Satorina apuliensis* FOURCADE and CHOROWICZ, 1980

Remark : See original description by FOURCADE and CHOROWICZ (1980).

Comparison : This genus is morphologically very close to *Conicopfenderina* n. gen. but differs of the later by the presence of radial pillars at the margin of the central mass (formed by interseptal pillars).
However more informations about this microstructure (three sections are figured by FOURCADE and CHOROWICZ (1980)) are desirable to assess the validity of *Satorina* . It is also possible that the specimens of *C. mesojurassica* possess that kind of radial pillars (?), but the basal sections availables are still very few. The morphological and taxonomical differences between individuals of the microspheric (falciform chambers) generation of *Satorina* and the genus *Zekritia* HENSON are also not very clear.

Stratigraphic repartition : U. Bathonian

Genus *Pseudoeggerella* n. gen.

Type species : *Pseudoeggerella elongata* n. sp.

Generic diagnosis : Test trochospiral throughout. Five chambers per whorl in adult stage, probably more in younger stage. Wall microgranular/agglutinated sometimes with two layers, an inner microgranular one and an outer layer (clear) agglutinated. The floor and the roof of chambers thickened by calcitic deposits, which form a small protuberance in the middle part of the chambers. Presence of a narrow columella in the axis of the test. The stalagmitic protuberance is deeply incised against the columella. No aperture visible.

Comparison : The new genus is phylogenetically related to the genus *Paleopfenderina* n. gen. but it lacks the subcameral tunnel. It's an homeomorph of *Pseudopfenderina* , but differs of the later by the presence of calcitic protuberances in the chambers.

Specific diagnosis : The species *P. elongata* n. sp. is characterized by its high trochospiral coiling ; see FURRER and SEPTFONTAINE (1977, pl. 2, fig. 12).

Holotype : pl. 1, fig. 12 in SEPTFONTAINE, 1980, sample S268. Paratypes : pl. II, fig. 6-8.

Type locality : Les Craux, swiss Prealps (Canton of Fribourg) ; good specimens are also available in the langel section, near Boltigen (Canton of Bern), coord. 592,87/164,80/1280 m.

Stratigraphic repartition : Bathonian

Genus *Chablaisia* SEPTFONTAINE, 1978

Type species : *Pfenderina ? chablaisensis* SEPTFONTAINE, 1978

Remark : See original description in SEPTFONTAINE (1977) and (1978).

Comparisons : This taxon differs from other Pfenderinids by the presence of a spiral canal and calcitic fillings (coalescence zones, septal knob) in the chambers.

Stratigraphic repartition : U. Bathonian to Callovian (Oxfordian ?)

Genus *Sanderella* REDMOND, 1964

Type species : *Sanderella laynei* REDMOND, 1964

Remark : See original description in REDMOND (1964).

Comparisons : This Pfenderinid shows an uncoiled adult stage with low falciform chambers and multiple subcameral tunnels. It is possible however that *Sanderella* is in fact a junior synonym of *Zekritia* HENSON. More informations are needed to solve that complex taxonomical and morphological problem (see also under *Satorina*). The specimen figured by ALTINER and SEPTFONTAINE (1979, pl. 2, fig. 8 to 10) belong also to that complex taxonomic group (*Zekritia/Sanderella/Satorina*) of related forms.

Stratigraphic repartition : U. Dogger

Genus *Steinekella* REDMOND, 1964

Type species : *Steinekella steinekei* REDMOND, 1964

Remark : See original description in REDMOND, (1964).

Comparisons : This Pfenderinid shows the presence of an hypodermic network in the wall instead of the keriotheca. This genus probably represents an advanced stage in the evolution 6) of the Paleopfenderininae n. subfam. An other example of "progressive" apparition of an hypodermic network is known in the bioserie : *Siphovalvulina* n.gen. - *Praekurnubia* - *Kurnubia* . Similarly, advanced specimens of the Pseudopfenderininae n. subfam. show the development of primitive radial partitions in the marginal zone of the ultimate chambers (*P. butterlini*).

Stratigraphic repartition : U. Dogger

Subfamily PFENDERININAE SMOUT and SUGDEN, 1962

Diagnosis : Test trochospiral throughout. Wall with a keriotheca. Distinct pillars between apertural plate and septa ; calcitic secreted material in interpillar cavities few abundant.
Subcameral tunnel always buried in the columella formed by pillars and calcitic deposits. Aperture multiple, cribrate, on apertural plate.

Remark : For the time beeing the subfamily Pfenderininae includes only the genus Pfenderina HENSON (*P. neocomiensis* PFENDER). The Pfenderinid genus *Dobrogelina* introduced by NEAGU (1979) belong probably also to the Pfenderininae.

Stratigraphic repartition : Valanginian to Barremian (Aptian ?)

Genus *Pfenderina* HENSON, 1948

Type species : *Eorupertia neocomiensis* PFENDER, 1938

Remark : See original description and the structural interpretation of the Pfenderinids by REDMOND (1964).

Comparisons : See the discussion under *Pseudopfenderina* and *Paleopfenderina.*

Stratigraphic repartition : Valanginian

Subfamily KURNUBIINAE REDMOND, 1964

Diagnosis : Test trochospiral throughout or may become uncoiled, uniserial in adult stage. Early trochospiral stage may be reduced in advanced forms with a conical, orbitoliniform test. ***Wall with an hypodermic network***. Pillars between apertural plates and septa near the axis of the test, appearing as a narrow columella. ***No subcameral tunnel*** . Aperture multiple cribrate on apertural plate.

Stratigraphic repartition : Bajocian to Portlandian

Genus *Praekurnubia* REDMOND, 1964

Type species : *Praekurnubia crusei* REDMOND, 1964

6) However we know nothing about the morphological "pathways" of this evolution in the *Paleopfenderina* n. gen. -*Steinekella* lineage, compared to the well documented *Praekurnubia-Kurnubia* lineage.

Remark : See description of REDMOND (1964)

Comparisons : *Praekurnubia* possess a primitive hypodermic network with subvertical partitions only ; *Kurnubia* and *Conicokurnubia* n. gen. show a complete hypodermic network with subvertical and subhorizontal partitions.

Stratigraphic repartition : Bajocian to Callovian (Oxfordian ?)

Genus *Kurnubia* HENSON, 1948

Type species : *Kurnubia palastiniensis* HENSON, 1948

Remark : See original description and additional morphological informations in SMOUT and SUGDEN (1962) and REDMOND (1964).

Stratigraphic repartition : Oxfordian to Portlandian

Genus *Conicokurnubia* n. gen.

Type species : *Conicokurnubia orbitoliniformis* n. sp.

Generic diagnosis : Test conical, chambers cuplike in adult stage, uniserial ; early stage and embryonic chambers not known. Wall microgranular, with a complicated hypodermic network : vertical (first order) partitions join the center of the chambers and coalesce with the pillars ; vertical (second order) partitions are only restricted to the marginal zone. Cylindrical interseptal pillars, in the central part of the chambers, may be associated with an apertural plate (not visible on our sections however). Aperture multiple, cribrate ; stolons system radial.

Comparisons : *Conicokurnubia* n. gen. and *Conicopfenderina* represent an interesting case of morphological convergence, respectively : with L. Cretaceous Orbitolinids for the former, and with the Eocene genus *Lituonella* for the later.
Conicokurnubia is morphologically very close to *Dictyoconus* BLANCKENHORN, but in the former the marginal zone of the chambers is less complicated.

Specific diagnosis : Test shape conical to subcylindrical.

Holotype : Pl. II, fig. 13 ; sample D 89

Type locality : W-flank of the Kavanoz Dagi (940-1280 m), W-Taurus, Turkey.

Remark : We are grateful to M. B. DUCRET, who provided us with samples of his material from Turkey (N of Manavgat, Taurus).

Stratigraphic repartition : Oxfordian (?) to Kimmeridgian

Family VALVULINIDAE BERTHELIN, 1880

Diagnosis : ***Test trochospirally coiled, generally triserial in early stage,*** later may have an increased number of chambers per whorl. Wall microgranular, rarely agglutinated ; a keriotheca may be present. Interior of chambers simple. Aperture interiomarginal with a ***large valvular*** tooth simple or

transformed. Transformation may be as follow : presence of supplementary apertures (pores) on the valvular tooth plate with or without associated pillars restricted to the central axial part of the test forming a columella-like structure. The subconical pillars (encircling main apertural pores) ***are triangular-shaped in section*** , and related to a ***crosswise-oblique stolons system.*** The primary aperture is regressed in advanced forms and replaced by multiple aperture.

Remark : The Valvulinids show the first known example of a crosswise-oblique stolons system (marginoporiform structure of HOTTINGER and CAUS, 1982) among the Lituolacea. This disposition of stolons appears as a morphological convergence in different groups of Lituolids : the Valvulinids (trochospirally coiled), the Orbitolinids (trocho- to uniserial) and the reniform-discoidal Lituolids (planispiral to uniserial) as *Eclusia* SEPTFONTAINE and *Ilerdorbis* HOTTINGER and CAUS in the Cretaceous.

Stratigraphic repartition : Lias (?) - Bajocian to Recent

Subfamily VALVULININAE BERTHELIN, 1880

Diagnosis : Same general features as the family. Includes taxons with simple or complicated valvular tooth plate. Aperture simple or cribrate.

Stratigraphic repartition : Lias (?) - Bajocian to Recent

Genus *Valvulina* d'ORBIGNY, 1826

Type species : *Valvulina triangularis* d'ORBIGNY,1826

Diagnosis : Test trochospiral throughout, triserial. Valvular tooth plate simple or perforate by supplementary apertures (pores). Primary aperture a basal slit.

Remark : Disrupted organic inner layer often visible in the chambers. *V. lugeoni* SEPTF. is an index fossil in the mesogean realm (FAD in the lower Dogger).

Stratigraphic repartition : Lias (?) - Bajocian to Recent.

Genus *Paravalvulina* n. gen.

Type species : *Paravalvulina complicata* n. sp.

Generic diagnosis : Test trochospiral throughout, three chambers per whorl. Wall microgranular-agglutinated with a keriotheca. Interior of chambers simple, but disrupted organic inner layer often visible. Main aperture transformed in multiple aperture on successive tooth-plates ; pillars subconical associated with a crosswise-oblique stolons system.

Comparisons : This new genus is an homeomorph of *Parurgonina* CUVILLIER *et al.* ; however it has less chambers per whorl in the adult stage and the central zone (with pillars) is less developed in volume. *Paravalvulina* n. gen. is a possible ancestor of *Kilianina* PFENDER which shows a more complicated inner structure, with a greater number of chambers per whorl (see discussion under *Kilianina*).

Specific diagnosis : Test with a conical to subcylindrical shape.

Holotype : Pl. II , fig. 5 , subaxial section ; paratypes : pl. 2, fig. 15, basal section in SEPTFONTAINE (1980).

Type locality : Mt Doglia, Bathonian of NW Sardinia. Sample Se2556.

Stratigraphic repartition : U. Bajocian (?) to Bathonian

Genus *Kilianina* PFENDER, 1933

Type species : *Kilianina blancheti* PFENDER, 1933

Remark : See original description and the papers of AUROUZE and BIZON (1958) and FOURY and VINCENT (1967)

Discussion : The adult stage of *Kilianina* is here interpreted as trochospiral with numerous chambers per whorl, instead of uniserial. Although it is not possible to prove directly this interpretation, we think however that it can be supported by the fact that *Kilianina* is almost a perfect homeomorph of *Parurgonina* and in this later the trochospiral arrangement of chambers is clearly visible (see pl. 2, fig. 16 in SEPTFONTAINE, 1980 and Fig. 5 this paper) because the number of chambers per whorl is relatively low (7 instead of more than 20 by *Kilianina*). A revision of *Kilianina* is nevertheless necessary to assert this interpretation, still hypothetic. On the other hand the younger stage of *Kilianina* is trochospiral (three chambers per whorl), see FOURY and VINCENT (1967) and Pl. II , fig. 10 this paper. This observation suggests a narrow phyletic relation with the Valvulinids.
It is interesting to note that in the bioseries *Valvulina* - *Paravalvulina* n. gen. - *Kilianina* on one side and *Valvulina* - *Parurgonina* - *Neokilianina* n. gen. on the other side, we observe an important increase in the number of chambers per whorl.

Stratigraphic repartition : U. Bathonian

Subfamily PARURGONININAE n. subfam.

Diagnosis : Same general features as the family, but ***including genera with numerous (8 or more) chambers per whorl*** in the adult. Valvular tooth plate complicated by pillars, aperture multiple with a crosswise-oblique stolons system.

Stratigraphic repartition : U. Jurassic

Genus *Parurgonina* CUVILLIER, FOURY and PIGNATTI MORANO, 1968

Type species : *Parurgonina caelinensis* CUVILLIER *et al.* , 1968

Remark : See description and the structural model of CUVILLIER *et al.* (1968).

Discussion : The "lames hélicoïdales" of CUVILLIER *et al.* (1968) are interpreted here as the successive septa of trochospirally arranged chambers. Comparison of pl. 2, fig. 15 in SEPTFONTAINE (1980) (basal section of a trochospiral coiling with 3 chambers per whorl in *Paravalvulina* n. gen.) with pl. 2, fig. 16 (basal section of

Parurgonina with 8 chambers) shows clearly that the mode of coiling by *Parurgonina* is identical to that of *Paravalvulina* n.gen., that is trochospiral. The pillars of *Parurgonina* are subconical, of the *Dictyoconus* -type (PL II, fig. 2-3).
The morphology of *Kilianina rahonensis* FOURY and VINCENT is close to that of *Parurgonina* and the two taxons are probably phylogenetically related, if not synonyms (?).

Stratigraphic repartition : U. Jurassic

Genus *Neokilianina* n. gen.

Type species : *Kilianina rahonensis* FOURY and VINCENT, 1967

Remark : See complete description and figurations by FOURY and VINCENT (1967).

Comparisons : *Neokilianina* n. gen. is morphologically related to *Parurgonina* . It differs of the later by a higher number of chambers per whorl in the adult stage (25 instead of 8) and a more important development of pillars in the central part of the test. *Kilianina* (belonging to the Valvulininae) shows the same general morphological characteristics as *Neokilianina* n. gen. (Parurgonininae n. subfam.) but is not branched on the same phyletic derivation. According to our interpretation (not yet confirmed) it is probably an older homeomorph. "*Kilianina*" *lata* OBERHAUSER, 1956 is probably an advanced form which develop a flattened conical test.

Stratigraphic repartition : L. Kimmeridgian

General remark : In the upper-Cretaceous the genera *Chrysalidina* d'ORBIGNY, 1839 and *Accordiella* FARINACCI, 1962 are homeomorphs of respectively *Paravalvulina* n. gen. and *Parurgonina*. They belong to the subfamily Chrysalidininae NEAGU, 1968 and should be placed in the family Valvulinidae, as here redefined.

Family EVERTICYCLAMMINIDAE n. fam.

Diagnosis : Test planispiral in early stage, uncoiled in the adult or uniserial throughout. Chambers cylindrical or flattened laterally. Wall microgranular to agglutinated with an ***alveolar microstructure*** that may be transformed in an hypodermic network. ***Interior of chambers simple. Aperture unique*** terminal, rounded or elongated (wavy slit).

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to L. Aptian (Bedoulian)

Genus *Everticyclammina* REDMOND, 1964

Type species : *Everticyclammina hensoni* REDMOND, 1964

Synonymy : *Feurtillia* MAYNC, 1958 ; *Mayncella* BANNER, 1966

Remark : See original description and additional informations in BANNER (1966), HOTTINGER (1967), and in the complete study of BRUN and REY (1975).

Discussion : According to BRUN and REY (1975) the genus *Everticyclammina* is monospecific (*E. virguliana* (KOECHLIN) in the U. Malm and the L. Cretaceous. However we have recently discovered in the L. and M. Lias of Morocco (SEPTFONTAINE, 1984) a new species (not yet introduced) with a typical cylindrical test in the adult stage. This new species is also known in the Dogger and contrasts with the younger *E. virguliana* which shows flattened chambers. These two taxons are stratigraphically well distincts ; they both show the typical septa tangential to the proloculus.

Stratigraphic repartition : U. Sinemurian to L. Aptian (Bedoulian)

Genus *Rectocyclammina* Hottinger, 1967

Type species : *Rectocyclammina chouberti* HOTTINGER, 1967

Remark : See HOTTINGER (1967)

Stratigraphic repartition : U. Jurassic

V. CONCLUSION

Il n'existe évidemment pas de classification idéale, qu'elle soit purement phylogénétique ou morphologique, étant donné le caractère fragmentaire des informations paléontologiques.
Cependant une classification phylogénétique, malgré les incertitudes des relations phylétiques (parfois hypothétiques) représente un cadre logique qui s'insère dans l'histoire générale de l'évolution. Le bilan paléontologique de plus en plus complet permet de mettre en évidence les homéomorphes ou isomorphes (par le biais de la stratigraphie) qui étaient précédemment groupés sur le seul critère de la ressemblance morphologique.
En outre, l'étude des relations phylétiques entre taxons genres devrait reposer chez les Lituolidés sur un ensemble de caractères morphologiques non hiérarchisés. On a parfois attribué trop d'importance à certaines microstructures de la paroi (la kériothèque par exemple) aux dépens des autres caractères.
Cette approche phylogénétique nous a conduit à revoir la définition de la plupart des taxons de Lituolidés proposés traditionnellement (LOEBLICH et TAPPAN, 1964 à 1985) ; de nouveaux taxons sont également introduits au niveau de la famille, de la sous-famille et du genre. L'introduction de nouveaux taxons genres était indispensable pour raisons d'homonymie (RICHTER, 1948, p. 4 ; "homonyms by misidentification", LOEBLICH et TAPPAN, 1964, p. XIX). D'autre part quatre genres, désignant des formes nouvelles (*Siphovalvulina* n. gen. ; *Pseudoeggerella* n. gen. ; *Conicokurnubia* n. gen. et *Paravalvulina* n. gen.) sont brièvement décrits, avec leurs espèces-types.
Une classification évolutive est généralement plus difficile à manier qu'une classification morphologique, par le non spécialiste. C'est pourquoi une clef de détermination (voir SEPTFONTAINE 1980) reste indispensable pour accompagner les travaux de routine. Le cadre évolutif servira de référentiel (dans les cas douteux) pour éviter les erreurs d'identification, du fait des convergences morphologiques très communes chez les Lituolidés des plates-formes carbonatées.

REFERENCES

ALLEMAN, F. et R. SCHROEDER (1972) - *Spiroconulus perconigi* n. gen. n. sp. a new middle Jurassic Foraminifer of Oman and Spain. Rev. Españ. Micropaleont., No Extr. XXX Aniv. E. N. Adaro, p. 199-209.

ALTINER, D. et M. SEPTFONTAINE (1979) -
Micropaléontologie, stratigraphie et environnement de déposition d'une série jurassique à faciès de plate-forme de la région de Pinarbasi (Taurus oriental, Turquie). Rev. Micropaléont., vol. 22, No 1, p. 3-18.

ARNAUD-VANNEAU, A. (1980) -
Micropaléontologie, paléoécologie et sédimentologie d'une plate-forme carbonatée : L'Urgonien du Vercors septentrional et de la Chartreuse (Alpes occidentales). Vol. 2 Micropaléontologie. Géologie alpine, Mem. 11, Grenoble.

AUROUZE, G. et J.-J. BIZON (1958) -
Rapports et différences des deux genres de Foraminifères *Kilianina* (PFENDER) et *Meyendorffina* n. gen. Rev. Micropaleont., vol. 1, No 2, p. 67-74.

BANNER, F.T. (1970) -
A synopsis of the Spirocyclinidae. Rev. Españ. Micropaleont., vol. 2, No 3, p. 243-290.

BASSOULLET, J.-P., G. CHABRIER et E. FOURCADE (1976) -
Données complémentaires sur la morphologie, la structure interne et la position stratigraphique de *Timidonella sarda* (Foraminifère, Lituolidae). Rev. Micropaléont., vol. 19, No 1, p. 3-18.

BASSOULLET, J.-P., E. FOURCADE et B. PEYBERNES (1985) -
Paléobiogéographie des grands Foraminifères benthiques des marges néotéthysiennes au Jurassique et au Crétacé inférieur. Bull. Soc. géol. France (8), t. I, No 5, p. 699-713.

BERNIER, P. et M. NEUMANN (1970) -
Alzonella cuvillieri n. gen., n. sp., nouveau genre de Foraminifère du Bathonien de la bordure méridionale des Cévennes. Rev. Micropaléont., vol. 13, No 1, p. 3-12.

BOURROUILH, R. et M. MOULLADE (1963) -
Etude stratigraphique et micropaléontologique d'une série jurassique de l'île de Minorque, Baléares (Espagne). Bull. Soc. géol. France (7), t. V, No 25, p. 375-382.

BRÖNNIMANN, P. (1968) -
Re-examination of the morphology of *Nautiloculina oolithica* MOHLER, 1938. C. R. des Séances, SPHN Genève, NS, vol. 2, fasc. 1, p. 48-61.

BRUN, L. (1962) -
Note sur le genre *Pfenderina* HENSON, 1948. Description d'une nouvelle espèce (*Pfenderina butterlini*) dans le Domérien du Maroc. Rev. Micropaléont., vol. 5, No 3, p. 185-190.

BRUN, L. et J. REY (1975) -
Nouvelles observations sur le genre *Everticyclammina* REDMOND 1964 et sa répartition paléoécologique dans le Crétacé inférieur du bassin de l'Estremadura (Portugal). Rev. Españ. Micropaleont. Num. Especial, p. 15-36.

CUVILLIER, J., G. FOURY et A. PIGNATTI MORANO (1968) -
Foraminifères nouveaux du Jurassique supérieur du Val Cellina (Frioul occidental, Italie). Geol. Romana, vol. 7, p. 141-156.

DROBNE, K. und L. HOTTINGER (1971) -
Broeckinella und *Saudia* (Foraminiferida) aus dem nordwestlichen Teil Jugoslawiens, ihre Morphologie und stratigraphische Verbreitung. Razpr. Slov. Akad. ZNAN. Umetn., (4), vol. 14, No 7, p. 215-238.

DUCRET, E. (1979) -
Etudes géologiques, stratigraphiques et micropaléontologiques dans le Taurus occidental au Nord de Manavgat (Turquie). Dipl. inédit Univ. Genève.

ELDREDGE, N. and S.J. GOULD (1972) -
Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In : J. M. SCHOPF (Ed.) : Models in paleobiology. Freeman, Cooper and Cy. (San Francisco), p. 82-115.

FOURCADE, E et J. CHOROWICZ (1980) -
Satorina apuliensis n. gen. n. sp. Foraminifère nouveau (Pfenderinidae) du Dogger d'Italie et de Yougoslavie. Rev. Españ. Micropaleont., vol XII, No 2, p. 267-282.

FOURY, G. et E. VINCENT (1967) -
Morphologie et répartition stratigraphique du genre *Kilianina* PFENDER, (Foraminifère). Ecl. Geol. Helv., vol. 60, No 1, p. 33-45.

FURRER, U. et M. SEPTFONTAINE (1977) -
Nouvelles données biostratigraphiques (à l'aide des Foraminifères) dans le Dogger à faciès briançonnais des Préalpes médianes romandes (Suisse). Ecl. Geol. Helv., vol. 70, No 3, p. 717-737.

GUSIC, I. (1977) -
A new Foraminiferal Family, Biokovinidae, from the Jurassic of the Dinarids and its phylogenetic relationships. Palaeont. Jugosl., vol. 18, p. 7-31.

GUSIC, I. and I. VELIC (1978) -
Lituolipora polymorpha n. gen., n. sp. (Foraminiferida Lituolacea ?) from the middle Liassic of the Outer Dinarids in Croatia and the establishment of a new family, Lituoliporidae. Geol. Vjesn. Inst. Geol. Istraz., vol. 30, No 1, p. 73-93.

GUTNIC, M. et M. MOULLADE (1967) -
Données nouvelles sur le Jurassique et le Crétacé inférieur du Barla Dag au Sud de Senirkent (Taurus de Pisidie, Turquie). Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Turkey, vol. 69, p. 60-78.

HAQ, B.U. et A. BOERSMA (1978) -
Introduction to marine micropaleontology. Elsevier, N. Holland, p. 1-376.

HENNIG, W. (1966) -
Phylogenetic systematic. Univ. of Illinois Press, Urbana.

HENSON, F.R.S. (1948) -
Larger imperforate Foraminifera of South Western Asia. Brit. Mus. nat. Hist., London, p. 1-127.

HOTTINGER, L. (1967) -
Foraminifères imperforés du Mésozoïque marocain. Notes Mém. Serv. géol. Maroc, vol. 209, p. 1-168.

HOTTINGER, L. (1981) -
The resolution power of the biostratigraphic clock based on evolution and its limits. Inter-Symp. Concpt. Meth. Paleo., Barcelone, p. 233-242.

HOTTINGER, L. and E. CAUS (1982) -
Marginoporiform structure in *Ilerdorbis decussatus* n. gen. n. sp. a Senonian, agglutinated discoidal foraminifer. Eclogae geol. Helv., vol. 75, No 3, p. 807-819.

LOEBLICH, A.R. and H. TAPPAN (1964) -
Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C : Protista 2 (vol. 1-2). Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press.

LOEBLICH, A.R. and H. TAPPAN (1984) -
Suprageneric classification of the Foraminiferida (Protozoa). Micropaleontology, vol. 30, No 1, pp. 1-70.

LOEBLICH, A.R. and H. TAPPAN (1985) -
Some new and redefined genera and families of agglutinated Foraminifera I. Jour. of Foram. Res., vol. 15, No 2, p. 91-104.

LUCAS, G. (1935) -
Dictyoconus cayeuxi n. sp., Foraminifère de grande taille de l'Aalénien de l'Oranie occidentale. C. R. Acad. Sci., t. 200, p. 1955-57.

MAC GILLAVRY, H.J. (1978) -
Foraminifera and parallel evolution. How or why ? Geol. in Mijnb., vol. 57, No 3, p. 385-394.

MAYNC, W. (1950 à 1966) -
Ces références sont citées dans la bibliographie de HOTTINGER (1967) et BANNER (1970).

MAYNC, W. (1972) -
Lituonella mesojurassica n. sp. from the Mytilus Dogger of the Swiss, Prealps. Rev. Españ. Micropaleont., vol. 4, No 2, p. 251-266.

MAYR, E. (1974) -
Populations, espèces et évolution. Ed. Hermann, Paris.

NEAGU, Th. (1979) -
Données nouvelles concernant les représentants de la famille des Pfenderinidae de l'Eocrétacé de la Dobrogea méridionale (Roumanie). Rev. Españ. Micropaleont., vol. 11, No 3, p. 479-504.

NEUMANN, M. (1965) -
Manuel de Micropaléontologie des Foraminifères. Ed. Gauthier-Villars, Paris.

PELISSIE, T. et B. PEYBERNES (1982) -
Etude micropaléontologique du Jurassique moyen à supérieur du Causse de Limogne (Quercy). Description des Foraminifères : *Trocholina gigantea* n. sp., *Parinvolutina aquitanica* n. gen., n. sp. et *Limognella dufaurei* n. gen., n. sp. Rev. Micropaléont., vol. 25, No 2, p. 111-132.

RAMALHO, M.M. (1971) -
Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur des environs de Lisbonne (Portugal). Serv. Geol. Port., Mem. 19, (ns), p. 1-212.

REDMOND, C.D. (1964) -
The foraminiferal family Pfenderinidae in the Jurassic of Saudi Arabia. Micropaleontology, vol. 10, No 2, p. 251-263.

RICHTER, R. (1948) -
Introduction à la Nomenclature zoologique par l'explication des règles internationales. 2e édition, Frankfurt a. Mein (trad. du BRGM, No 1448), p. 1-59.

SARTONI, S. et U. CRESCENTI (1962) -
Ricerce biostratigrafiche nel Mesozoico dell Appenino meridional. Giorn. Geol. Bologna, Ser. 2a, vol. 29, p. 159-302.

SEPTFONTAINE, M. (1978) -
Chablaisia n. gen. un nouveau genre de Foraminifère du Jurassique briançonnais (nappe des Préalpes médianes). Arch. Sci. Genève, vol. 31, No 1, p. 39-50.

SEPTFONTAINE, M. (1980) -
Les Foraminifères imperforés des milieux de plate-forme au Mésozoïque : détermination pratique, interprétation phylogénétique et utilisation biostratigraphique. Rev. Micropaléont., vol. 23, No 3/4, p. 169-203.

SEPTFONTAINE, M. (1984) -
Le Dogger des Préalpes médianes suisses et françaises. Stratigraphie, évolution paléogéographique et paléotectonique. Mém. Soc. Helv. des Sci. nat., vol. 97, p. 1-121.

SEPTFONTAINE, M. (1984) -
Biozonation (à l'aide des Foraminifères imperforés) de la plate-forme interne carbonatée liasique du Haut Atlas (Maroc). Rev. Micropaléont., vol. 27, No 3, p. 209-229.

SEPTFONTAINE, M. (1985) -
Milieux de dépôts et Foraminifères (Lituolidés) de la plate-forme carbonatée du Lias moyen au Maroc. Rev. Micropaléont., vol. 28, No 4, p. 265-289.

SMOUT, A.H. and W. SUGDEN (1962) -
New information on the foraminiferal genus *Pfenderina* . Palaeontology, vol. 4, No 4, p. 581-591.

WILEY, E.O. (1981) -
Phylogenetics - the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley and Sons (Ed.), New York.

ZANINETTI, L. (1976) -
Les Foraminifères du Trias - Essai de synthèse et corrélation entre les domaines mésogéen européen et asiatique. Riv. Ital. Paleont., vol. 82, No 1, p. 1-258.

Index taxonomique

Planche I

Fig. 1-12 : Variabilité morphologique chez les Mesoendothyridae

Fig. 1 : *Mesoendothyra croatica* GUSIC. Le genre *Mesoendothyra* représente l'ancêtre et le "tronc commun" de formes primitives à l'origine de biosériesitératives plus évoluées, à structure interne complexe, loges adultes falciformes et ouverture en crible (Orbitopsellinae, Labyrinthininae, etc). Q 4-2, coll. BERNIER, Bathonien des Cévennes (France). x 55.

Fig. 2-4 : *Mesoendothyra* sp. Ces morphotypes évolués montrent la présence de piliers subcylindriques associés aux pores de l'ouverture en crible. Le stade adulte déroulé est important. A 3-Cr 2, coll. MAATE, Lias inf. des Ghomarides, Rif (Maroc). x 55.

Fig. 5 : *Lituosepta recoarensis* CATI. La spire initiale montre un enroulement planispiralé (modification de l'enroulement streptospiralé de *Mesoendothyra*). On note la présence de piliers et de cloisons radiaires dès le stade jeune planispiralé. Le genre Lituosepta occupe une position phylogénétique intermédiaire entre *Mesoendothyra, Orbitopsella.* RA 6, coll. ROUILLER, Lias moyen d'Algérie. x 25

Fig. 6 : *Mesoendothyra* sp. Ce morphotype évolué montre un test péneroplin voisin de la morphologie du genre *Paleomayncina* n. gen. *termieri* (HOTTINGER). Se 1345, Bathonien des Préalpes Médianes (Suisse). x 55.

Fig. 7 : Morphotype à loges adultes falciformes dans une population de *Paleomayncina* n. gen. *termieri* . Cette forme nouvelle illustre bien la tendance itérative vers le développement de loges de plus en plus arquées au cours de l'évolution d'un rameau phylétique (ici chez les Planiseptinae). La kériothèque est bien visible. BH 280, coll. BULUNDWE, Lias moyen du Rif (Maroc). x 25.

Fig. 8 : Loge embryonnaire simple chez *Lituosepta recoarensis* CATI. ST 789, Sinémurien, Haut Atlas (Maroc). x 108.

Fig. 9 : Loge embryonnaire complexe (pellets agglutinés) chez *Orbitopsella* (voir HOTTINGER, 1967). Se 3269, Haut Atlas (Maroc). x 54.

Fig. 10 et 12 : *Labyrinthina mirabilis* WEYNSCHENK. A noter l'importance de la spire initiale (env. 2,5 à 3 tours) comparée à celle de *Lituosepta recoarensis* (1,5 tours).
Fig. 10 : Se 2735b, Malm de Sardaigne. x 46
Fig. 12 : BM 854A, coll. BULUNDWE, Malm du Rif (Maroc). x 46.

Fig. 11 : *Labyrinthina mirabilis* . Section oblique dans le stade adulte déroulé. Noter l'usure de la paroi. Se 2735b, Malm de Sardaigne. x46.

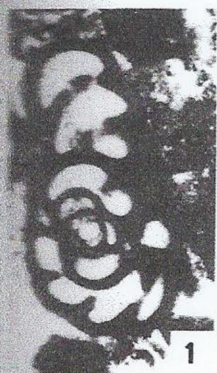
Fig. 13-17 : Hauraniinae n. fam.

Fig. 13-14 : *Haurania* sp. (groupe *deserta*) montrant le développement de loges adultes falciformes. Cette tendance indique un passage morphologique probable vers *Timidonella* , à partir d'une population de *Haurania* au Dogger inférieur. ST 751, Domérien ou Toarcien (?) du Haut Atlas (Maroc). x 39.

Fig. 15 : *Haurania* sp. (groupe deserta). Le réseau hypodermique ne montre que la présence de lames verticales. Ces lames pourraient être à l'origine des "cloisons verticales grêles" chez *Lucasella* (fig. 16). BM 283, coll. BULUNDWE, Lias moyen du Rif (Maroc). x 120.

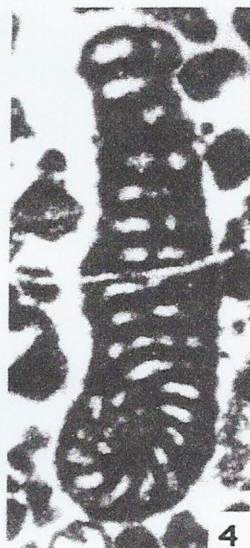
Fig. 16 : *Lucasella* sp. Section oblique du stade adulte déroulé cylindrique. A noter la régularité des "cloisons verticales grêles". P 388, coll. PAPILLON, Dogger du Rif (Maroc). x 108.

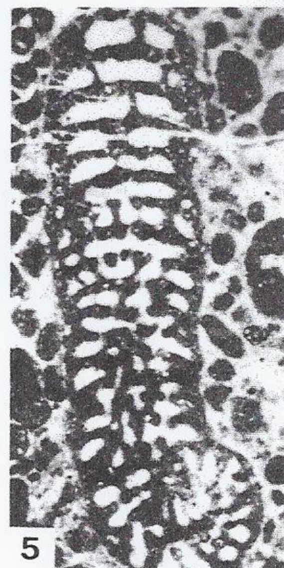
Fig. 17 : *Lucasella* sp. Section axiale dans un individu à test conique, orbitoliniforme. P 388, idem. x 39.

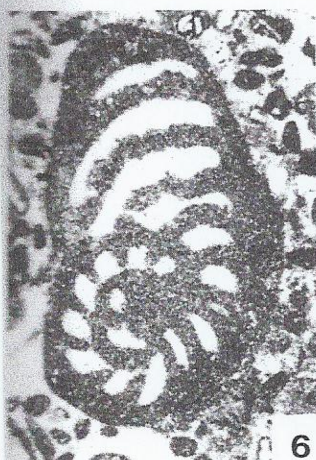

1


2

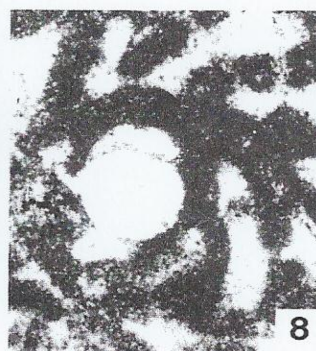

3

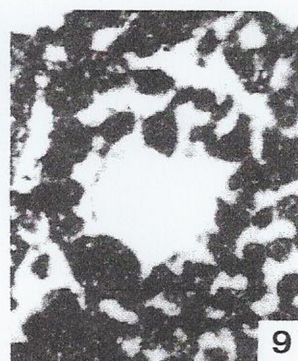

4

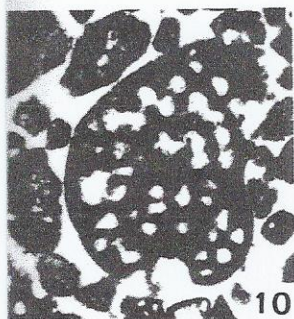

5


6

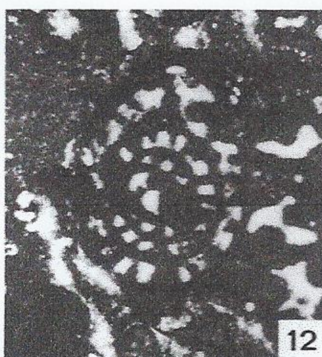

7

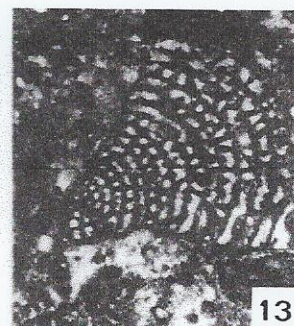

8


9

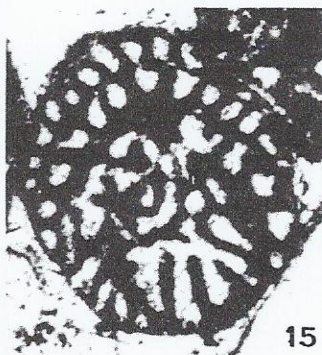

10

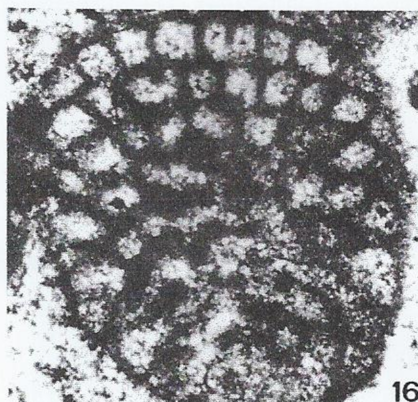

11


12


13


14


15


16

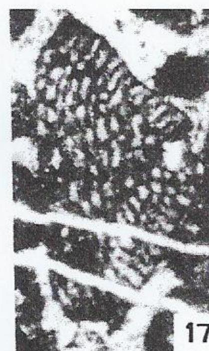

17

Planche II

Fig. 1-5 : Piliers subconiques et stolons entrecroisés chez des Valvulinidae évolués

Fig. 1 : *Parurgonina caelinensis* CUVILLIER et al. Section subaxiale ; le système de stolons est bien visible (flèches). Se 3114, Oxfordien du massif des Maures (France). x 90.

Fig. 2-3 : *Parurgonina caelinensis*. Sections basale et basale/oblique. A noter la section en "demi-lune" des piliers subconiques (du type *Dictyoconus*). Se 2780, Malm inférieur de Sardaigne. x 90.

Fig. 4 : Valvulinidé évolué proche de *Paravalvulina* n. gen. On observe la dent valvulaire perforée. Se 2556c, Bathonien de Sardaigne. x 90.

Fig. 5 : *Paravalvulina* n. gen. *complicata* n. sp. Les piliers subconiques (sections triangulaires) et les stolons entrecroisés sont bien visibles. Idem. x 90.

Fig. 6 : *Pseudoeggerella* n. gen. *elongata* n. sp. Section axiale. S 825B, Bathonien des Préalpes Médianes (Suisse). x 100.

Fig. 7 : *Pseudoeggerella* n. gen. *elongata* n. sp. Section basale, oblique. S 297A, idem. x 140.

Fig. 8 : *Pseudoeggerella* n. gen. *elongata* n. sp. S 824, idem. x 48.

Fig. 9 : *Kilianina blancheti* PFENDER. Section oblique montrant un enroulement trochospiralé (ou multispiralé ?) dans le sens de la flèche. Se 1344, Bathonien des Préalpes Médianes (Suisse). x 65.

Fig. 10 : *Kilianina* sp. Section subaxiale montrant le stade jeune trochospiralé de type Valvuline. Idem. x 80.

Fig. 11 : Type morphologique indiquant une parenté phylogénétique possible entre les Valvulinidés et le genre *Kilianina*. A noter le grand nombre de loges par tour (env. 8 à 10) ; la forme des septa en section rappelle les logettes "en gouttières" de *Kilianina*. Ce morphotype est aussi un lien morphologique possible avec les Pfenderinidés (SEPTFONTAINE,1980). Se 2679, Dogger de Sardaigne. x 60.

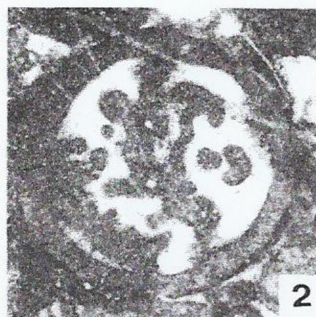
Fig. 12 : *Conicokurnubia* n. gen. *orbitoliniformis* n. sp. Section basale légèrement oblique recoupant la bordure de 2 à 3 loges. Noter la régularité des lames verticales de 1er et 2e ordre. D 89, coll. DUCRET, Malm de Turquie. x 52.

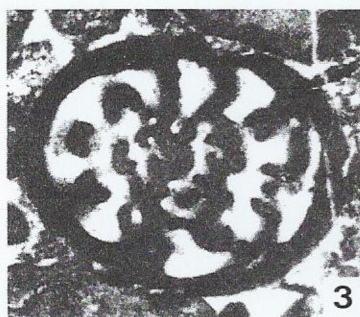
Fig. 13 : *Conicokurnubia* n. gen. *orbitoliniformis* n. sp. Holotype. Section axiale montrant les piliers subcylindriques, et le système de stolons radiaires au centre des loges. On note la présence de lamelles subhorizontales dans la paroi. Idem. x 52.

Classification

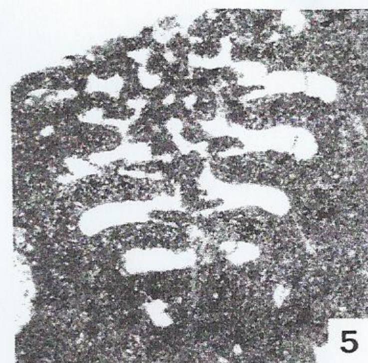
Superfam. Lituolacea de BLAINVILLE, 1825	
Fam. Mesoendothyridae VOLOSHINOVA, 1958	**Lias-L. Cret. (U. Cret. ?)**
Subfam. Mesoendothyrinae VOLOSHINOVA, 1958	Lias-L-. Cret. (U. Cret. ?)
Subfam. Planiseptinae n. subfam.	U. Sin.-L. Dom.
Subfam. Orbitopsellinae HOTTINGER and CAUS, 1982	U. Sin.-Car. (L. Dom. ?)
Subfam. Labyrhinthininae n. subfam.	U. Jur.
etc.	
Fam. Hauraniidae n. fam.	**U. Sin. -Cret.**
Subfam. Hauraniinae n. subfam.	U. Sin.-Bath.
Subfam. Amijiellinae n. subfam.	U.Sin.-Cret.
etc.	
Fam. Pfenderinidae SMOUT and SUGDEN, 1962	**Hett.-L. Cret. (U. Cret. ?)**
Subfam. Pseudopfenderininae n. subfam.	Hett.-L. Cret. (U. Cret. ?)
Subfam. Paleopfenderininae n. subfam.	Bath.-Call. (Oxf. ?)
Subfam. Pfenderininae SMOUT and SUGDEN, 1962	Val.-Barr. (Apt. ?)
Subfam. Kurnubiinae REDMOND, 1964	Baj.-Portl.
etc.	
Fam. Valvulinidae BERTHELIN, 1880	**Lias (?)-Baj.- Rec.**
Subfam. Valvulininae BERTHELIN, 1880	Lias (?)-Baj.-Rec.
Subfam. Parurgonininae n. subfam.	U. Jur.
Subfam. Chrysalidininae NEAGU, 1968	Cen.-Sant.
etc.	
Fam. Everticyclamminidae n. fam.	**U. Sin.-L. Apt.**
etc.	


1

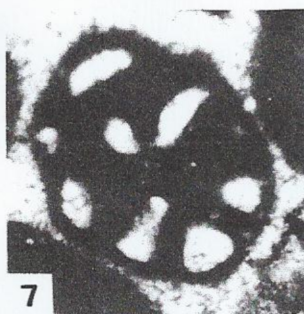

2


3

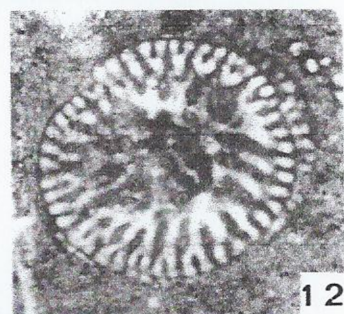

4

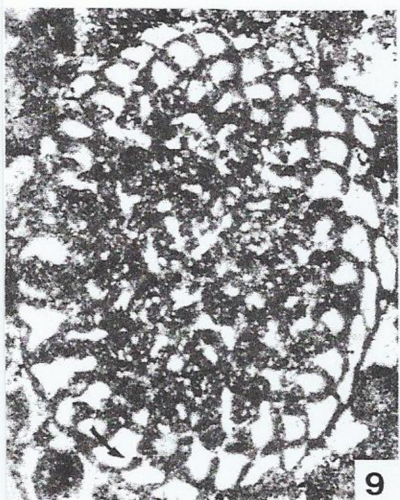

5

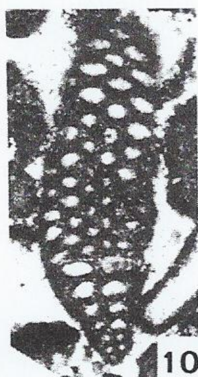

6

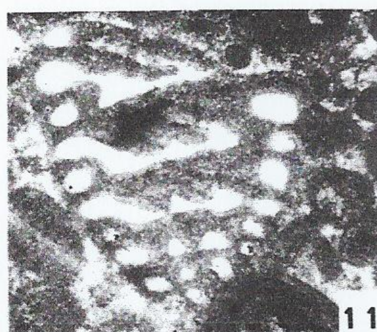

7

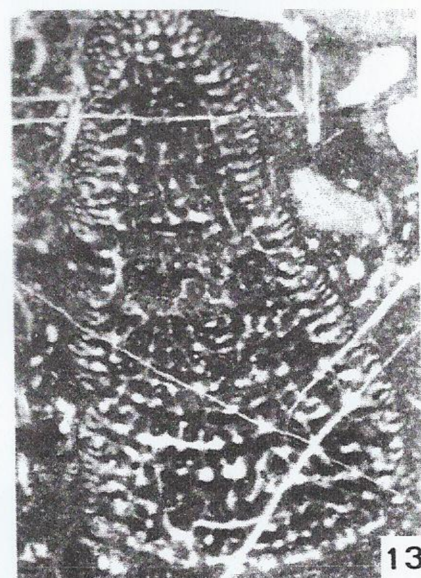

8


12


9


10


11


13